

Aus der Abteilung für Neurophysiologie der Deutschen Forschungsanstalt

für Psychiatrie (Max-Planck-Institut), München

**Retinotopische Beziehungen
und Struktur rezeptiver Felder
im Tectum opticum und Praetectum der Katze**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Klaus-Peter Hoffmann

aus München

1969

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

1. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. O. CREUTZFELDT

2. Berichterstatter: Professor Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 3. 12. 1969



Sonderdruck

aus Z. vergl. Physiol., Bd. 67, Heft 1, S. 26—56 (1970)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

**Retinotopische Beziehungen
und Struktur rezeptiver Felder
im Tectum opticum und Praetectum der Katze**

KLAUS-PETER HOFFMANN

Max-Planck-Institut für Psychiatrie, Abteilung Neurophysiologie, München

Eingegangen am 17. Oktober 1969

Retinotopic Relationship and Structure of Receptive Fields in the Optic Tectum and Pretectum of the Cat

Summary. 1. 600 neurons of the cat's superior colliculus and pretectum were recorded and marked with stainless-steel microelectrodes. The position and structure of receptive fields were tested with stationary flickering and moving stimuli. The position of the stimuli in the visual field was determined by the direction of the lamp projecting the light-points because animal and lamp were arranged in a fixed relationship to the screen. The positions of the stimuli were described in a coordinate system based on the horizontal- and vertical zero-meridian of the retina.

2. About 55% of tectal neurons are directionally selective and signal mainly movements directed to the periphery of the visual field. Neurons of the pretectum have the same response characteristics as neurons of the superior colliculus but in addition some are selectively responsive to movements towards the animal or away from it (S-neurons).

3. Neurons in one functional column (diameter 0.5 mm, length 3.6 mm) perpendicular to the surface of the superior colliculus react to the same position and preferred direction of a moving stimulus. The size, complexity and directional selectivity of the receptive fields increase with the depth of the recorded neurons. The projection of the vertical zero-meridian passes across the rostral part of the colliculus but does not form the rostral border of the superior colliculus. The nasal part of the ipsilateral visual field projects to the most rostral part of the superior colliculus. The projection of the horizontal zero-meridian passes rostro-caudally in a nearly sagittal plane down the middle of the colliculus. Along this projection-line the resolving power is $13^\circ/\text{column}$ in the caudal part and $6^\circ/\text{column}$ in the rostral part of the superior colliculus. The size of the receptive fields increase with their eccentricity in the visual field. (Average of field diameters: $26 \pm 13^\circ$).

4. The diameter of receptive fields in the pretectum was $21 \pm 11^\circ$, except for a few very large fields (70° and larger). Along the medio-lateral axis of the pretectum there was a retinotopic organization identical to that in the colliculus. Along the caudo-rostral axis, the retinotopic organization was the mirror image of that in the colliculus. No retinotopic organization was observed in the so-called "deep pretectal nucleus" or in the nucleus of the posterior commissure. Neurons of these nuclei may represent more complex levels in the visual pathway.

5. The more superficial neurons of the colliculus (0.1—1.8 mm deep) react mainly with uniform on-, off- or on-off responses to stationary flickered stimuli, i.e. their receptive fields (7 — 20° in diameter) are uniformly on-, off- or on-off. The deeper neurons (2 mm and deeper) have receptive fields (20 — 40° in diameter) with compound but not antagonistic structure. No receptive fields showed on- or off-

inhibition. Binocularly driven neurons have the same position and structure of their receptive fields for both eyes.

6. A survey of the literature reveals that all vertebrates so far investigated show small differences in the destination and retinotopic organization of their retinofugal fibre projections and in the types of tectal receptive fields. These differences seem to indicate an adaption to the development of binocular representation of the center of the visual field, of a specialized area of the retina and of a retino-cortical system.

Zusammenfassung. 1. Von 600 Neuronen des Colliculus superior und Praetectums der Katze wurde mit Stahlmikroelektroden abgeleitet und der Ableitort markiert. Die Lage der rezeptiven Felder wurde mit bewegten und stationären Lichtreizen bestimmt und dem Ableitort zugeordnet.

2. Im Colliculus superior und Praetectum fanden sich richtungsspezifische und richtungsunspezifische Bewegungsneurone. Ein Teil der praetectalen Neurone reagierte richtungsspezifisch auf Bewegungen vom Tier weg und auf das Tier zu (S-Neurone).

3. Innerhalb einer senkrecht zur Oberfläche des Colliculus verlaufenden Penetrationssäule nahm die Feldgröße bei gleichbleibender Feldposition mit zunehmender Tiefe zu. Zwischen Ableitort und Feldposition bestand eine systematische retinotopische Beziehung. Die Projektion des vertikalen O-Meridians des Gesichtsfeldes verlief im rostralen Drittel des Colliculus von medial nach lateral, die des horizontalen O-Meridians in der Mitte des Colliculus von rostral nach caudal. Das Projektionsschema eines Colliculus enthält einen nasalen Teil der ipsilateralen Gesichtsfeldhälfte.

4. Im Praetectum verlief die Projektion vertikaler Meridiane am caudalen Ende von medial nach lateral und überlappte sich teilweise mit dem Projektionsgebiet des vertikalen O-Meridians im Colliculus. Die horizontalen Meridiane verliefen so von caudal nach rostral, daß das Projektionsschema des Praetectums spiegelbildlich zu dem des Colliculus superior angeordnet war. Dieses Projektionsschema galt nur für den Nucleus tractus optici und die Area praetectalis. Die übrigen praetectalen Kerne mit zum Teil sehr großen rezeptiven Feldern und spezifischen Reaktionsweisen erhielten keine retinotopische Projektion.

5. Rezeptive Felder der oberflächennahen Schichten waren uniform on-, off- oder on-off strukturiert, Felder tiefergelegener Einheiten waren ungeordnet aus on-, off- und on-off Bezirken zusammengesetzt. Binocular erregbare Neurone zeigten für beide Augen gleiche Position und Struktur der rezeptiven Felder.

6. Die Ergebnisse wurden mit den an anderen Tierarten erhobenen Befunden verglichen. Ihre mögliche funktionelle Bedeutung wurde diskutiert.

A. Einleitung

Die Aktivität der meisten Neurone des Tectum opticum und des Praetectums der Katze kann durch optische Reizung eines begrenzten Retinabereiches (rezeptives Feld) beeinflusst werden (Straschill und Taghavy, 1967; McIlwain und Buser, 1968; Wickelgren und Sterling, 1969; Sprague et al., 1969; Straschill und Hoffmann, 1969). Es ist das Ziel dieser Arbeit, bei einzelnen Neuronen Ableitort im Gehirn und Lage der rezeptiven Felder im Gesichtsfeld zu bestimmen, um zu sehen, wie das Gesichtsfeld auf das Tectum opticum bzw. Praetectum abgebildet

wird. Weiterhin wird die Reaktionsweise der Neurone auf Reizung kleiner Untereinheiten des rezeptiven Feldes geprüft und damit Feldgröße und Feldstruktur bestimmt. Die Kenntnis dieser Feldeigenschaften soll dazu dienen, Zahl und Art der Eingänge, die auf ein Tectumneuron konvergieren, zu schätzen und — in Analogie zum visuellen Cortex (Hubel und Wiesel, 1962, 1965; Creutzfeldt und Ito, 1968) — möglicherweise die spezifische Reaktionsweise der Neurone zu erklären. Die Ergebnisse werden schließlich mit den Resultaten ähnlicher Untersuchungen an homologen Hirnteilen niederer Vertebraten (s. Diskussion) verglichen, um so zu erfahren, ob ein Organisationsprinzip visueller Afferenz im Lauf der Phylogenese sich ändert oder konstant bleibt.

Beim *Colliculus superior* der Katze handelt es sich um den Teil des Mittelhirndaches, der als Tectum opticum bei niederen Wirbeltieren das höchste visuelle und visuomotorische Integrationszentrum darstellt. Schon bei den Cyclostomata tritt ein mehrschichtiges Tectum auf, mit einem Organisationsschema aus aufeinanderfolgenden rezeptiven, korrelativen und efferenten Schichten, das bei allen höheren Vertebraten erhalten bleibt.

Der Colliculus superior liegt oberhalb des mesencephalen Tegmentums, wird caudal vom Colliculus inferior abgegrenzt und geht rostral in die praetectale Area über. Medial stoßen der rechte und der linke Colliculus zusammen. Folgende oberflächenparallelen Schichten mit ihren zugeordneten Zelltypen werden von Viktorow (1968) unterschieden:

1. Stratum zonale (s. z.): Es enthält kleine Neurone komplizierter Struktur mit kurzen verzweigten Dendriten und langen oder kurzen Axonen. Nach ventral folgen:

2. Stratum griseum superficiale (s. g. s.) mit a) mittelgroßen Neuronen starker Variabilität mit langen Axonen und bemerkenswert langen Dendriten, die meistens senkrecht zur Oberfläche des Colliculus superior (radial) orientiert sind. b) Dazwischen liegen Neurone mit kürzeren radialen Dendriten und kurzen Axonen.

3. Stratum opticum (s. o.) mit Fasern der retinotectalen und corticotectalen Bündel und deren Synapsen zum korrelativen und efferenten System.

4. Stratum griseum mediale oder intermediale (s. g. m.).

5. Stratum album mediale oder intermediale (s. a. m.).

Die beiden Zonen bilden den mittleren Neuronenkomplex mit Zellkörpern von 10—15 μ , langen Axonen — hauptsächlich zur Efferenz — und radial weit verzweigten Dendriten. Ein Neuron mit Dendritenbaum kann einen Durchmesser von 450—550 μ erreichen. Bei kleineren Zellen dieser Zonen fallen die langen Axone mit Kollateralen auf.

6. Stratum griseum profundum (s. g. p.) und

7. Stratum album profundum (s. a. p.) werden aus spindelförmigen Neuronen und radial orientierten Neuronen mit langen, verstreut verzweigten Axonen aufgebaut. Die spindelartigen haben verlängerte ovale Zellkörper mit Bündeln apicaler und basaler Dendriten, die senkrecht zur Oberfläche des Colliculus superior angeordnet sind. Die radial orientierten Neurone ähneln denen der medialen Zone. Die unterste Schicht:

8. Stratum periventriculare (s. p.) enthält nur Fasern.

Bei den Säugern werden die optischen Eindrücke mehr und mehr dem Corpus geniculatum laterale und von dort dem visuellen Cortex zu-

geleitet. Parallel damit beobachtet man eine Verminderung der retinotectalen, gleichzeitig aber auch eine Vermehrung der erst beim Säuger nachzuweisenden corticotectalen Verbindungen. Die bei den Säugern immer auftretenden s. z. und s. g. s., die noch über dem bei den Submammalia zuoberst liegenden s. o. liegen, stehen nach Huber und Crosby in Zusammenhang mit der Erwerbung des corticotectalen Systems. Das relative Ausmaß der tieferen Zonen nimmt ab, da das thalamotectale System und die Verknüpfungen des Lemniskus medialis zum Tectum geringer werden (Bürgi, 1957). Bestimmte Zellen der rezeptiven grauen Substanz unter dem s. o. der Submammalia wandern peripher in die Schichten s. z. und s. g. s., wo sie in Kontakt mit den corticotectalen Fasern treten. Das s. g. s. gehört in seiner Entwicklung zum Stratum fibrosum et griseum der niederen Wirbeltiere, dessen übriger Teil zentral der Opticusfasern im s. g. m. und s. a. m. aufgeht. Durch die tiefere Position des s. o. und damit des Eintritts des Tractus opticus in den Colliculus superior können die Opticusfasern kurze direkte Verbindungen zu den Hauptefferenzen bilden (Ariëns Kappers, Huber und Crosby, 1960). Stratum griseum und Stratum album centrale der Submammalia findet man bei den Säugern im s. g. p. und s. a. p. wieder.

Das *Praetectum* liegt rostral vom Tectum, caudal vom Thalamus und medial von dem hinteren thalamischen Kernkomplex. Es bildet also eine Übergangsregion zwischen Mesencephalon und Diencephalon. Weder funktionell noch anatomisch homogen, setzt es sich aus mehreren Kernen zusammen, deren Neurone optisch aktivierbar sind: Nucleus tractus optici (NOT) auch als Nucleus lentiformis mesencephali bezeichnet, dem sogenannten tiefen praetectalen Kern und dem Kern der hinteren Commissur. Der Nucleus limitans trennt das Praetectum vom Thalamus und die Lamina tectopraetectalis mit efferenten Fasern des Praetectums bildet seine Abgrenzung zum Colliculus (Bucher und Bürgi, 1952). Eine Art Stratum zonale liegt über der lateralen praetectalen Region. Es wird von Fasern des Brachiums colliculi gebildet. Ein Stratum opticum liegt ventraler als im Colliculus. Hier treten retinale oder corticale Fasern und Fasern der supraoptischen Decussation ein. Erstere enden erst im Stratum opticum des Colliculus, letztere enden in den oberen praetectalen Schichten. Das Stratum lemnisci geht aus der entsprechenden tectalen Schicht, dem Stratum album mediale hervor. In beiden Strukturen enthält diese Schicht Fasern des tectothalamischen und mediodorsalen tectosuprageniculären Bündels. Eine rostrale Fortsetzung des Stratum profundum aus dem Colliculus in das Praetectum ist nicht gesichert.

Nach Retinalläsionen fanden Barris, Ingram und Ranson (1935) terminale Degenerationen in der Area praetectalis, nachdem sie die Fasern durch das Stratum zonale des caudalen Thalamus verfolgt hatten. Sie setzen diese Fasern zum Mechanismus der Pupillenreaktion in Be-

ziehung (s. Diskussion, Cavaggioni u. Mitarb., 1968). Laties und Sprague (1966) beschreiben Endigungen retinaler Fasern im NOT.

B. Methoden

2–3 kg schwere Katzen wurden unter Äthernarkose präpariert, in einen stereotaktischen Kopfhalter eingespannt, durch das Muskelrelaxans „Flaxedil“ immobilisiert und künstlich beatmet. Da selbst kleine Dosen eines Narkotikums oder Sedativums die Aktivität tectaler Neurone stark beeinträchtigen, waren die Tiere während des Versuchs nur lokal sorgfältig mit „Xylocain-Spray“ und „Carbostesin“ anaesthetisiert. Körpertemperatur sowie CO_2 -Gehalt der Ausatemungsluft wurden kontrolliert. Die Pupillen wurden nicht mit Atropin erweitert, um weiterhin eine scharfe Abbildung zu gewährleisten, die Cornea wurde durch brechungsfreie Plastikkontaktlinsen gegen Austrocknung geschützt. Beide Augen waren geöffnet.

Der Kopf des Versuchstieres wurde mit einer Wasserwaage so einjustiert, daß die Mittsagittalebene des Gehirns (nach Horsley-Clark) senkrecht und seine Horizontalebene waagrecht standen. Der rechte oder linke Colliculus superior wurde von dorsal stereotaktisch durch die darüberliegenden Hirnstrukturen erreicht. Die mit Stahlmikroelektroden (Spitzendurchmesser 1–2 μ , Gleichstromwiderstand 2 bis 6 M Ω) extrazellulär abgeleiteten Aktionspotentiale wurden über einen Kathodenfolger, Vorverstärker und Hauptverstärker auf einen Kathodenstrahloszillographen, Impulszähler und Lautsprecher übertragen.

War die Aktivität eines Neurons isoliert, wurde das rezeptive Feld dieser Einheit mit visuellen Reizen untersucht. Dazu blickte das Versuchstier in einen Halbzylinder (Durchmesser 2 m) als Projektionsschirm, der so aufgehängt war, daß seine Längsachse senkrecht zwischen den Augen durch den Schädel des Versuchstieres verlief. Der Abstand Auge des Versuchstieres — Schirm war also gerade der Radius des Halbzylinders. Aus dem doppelten Abstand Auge — Schirm wurden Lichtpunkte mit einer Projektionslampe am Schirm abgebildet. Die Projektionslampe war so hinter dem Tier postiert, daß wegen der Zentri-Peripherie-Winkelbeziehung eine Drehung der Lampe um α nach links oder rechts den Lichtpunkt am Schirm um 2α nach links oder rechts verschob und die vertikale Bewegung des Lichtpunktes am Schirm γ mit der Drehung der Lampe um β nach unten oder oben über die Beziehung $\tan \gamma = 2 \tan \beta$ verknüpft war. Die Lage der rezeptiven Felder konnte mit dieser Anordnung in einem Koordinatensystem, dessen Abzisse die Projektion des horizontalen Meridians, und dessen Ordinate die Projektion des vertikalen Meridians der linken oder der rechten Retina bildete, gemessen werden. Dazu bestimmten wir die Orte am Projektionsschirm, die auf den blinden Fleck des rechten oder linken Auges abgebildet wurden, mit einem genau um 180° drehbaren Ophthalmoskop und errechneten mit den Angaben von Vakkur, Bishop und Kozak (1963) die Projektionen der Area centralis des rechten und linken Auges. Damit war auch der Verlauf der O-Meridiane am Schirm gegeben. Rezeptive Felder von monocular erregten Neuronen wurden zur Area centralis des aktivierenden Auges in Beziehung gesetzt. Bei binocular erregbaren Neuronen wurde der Abstand der Feldparameter zum Mittelpunkt der Verbindungslinie beider Area centralis-Projektionen bestimmt und so korrigiert, daß der Augenabstand und die Augachsendivergenz, bedingt durch die Immobilisation der Augenmuskeln, zusammen $7-8^\circ$, aufgehoben wurden. Idealerweise konnte dann angenommen werden, daß das Versuchstier den Schnittpunkt der Mittsagittalebene mit dem Schirm binocular fixierte.

Die Reaktion der Neurone auf folgende visuelle Reize im rezeptiven Feld wurde getestet und zum Teil durch Auszählen der Spikes vom Registrierfilm oder durch ein elektronisches Zählgerät quantitativ ausgewertet: Bewegungen eines Licht-

punktes ($1-5^\circ$; Geschwindigkeit meist $10^\circ/\text{sec}$, sie konnte von $0,1-500^\circ/\text{sec}$ variiert werden) oder einer von Hand geführten schwarzen Fläche unterschiedlicher Größe und Kontur (Kreisscheiben, Dreiecke, Balken, konkave und konvexe Ecken) in den vier Richtungen am Schirm (Frontalebene; von temporal nach nasal und umgekehrt, von dorsal nach ventral und umgekehrt); Bewegungen einer dunklen Scheibe (5°) auf das Tier zu oder vom Tier weg in der Sagittalebene sowie kontinuierliche Vergrößerung oder Verkleinerung eines Lichtpunktes ($10 \leftrightarrow 70^\circ$) in konstantem Abstand (1 m) auf dem Projektionsschirm; stationäre intermittierende Punktlichtreize der Frequenzen 0,5–10 Hz, der Größe 1° und des mittleren Kontrasts von 200 (Lichtpunkt) zu 20 Lux (Hintergrund) und intermittierende diffuse Ganzfeldbeleuchtung.

Markierung und Bestimmung des Ableitortes. Nach der Registrierung eines Neurons wurden von der anodisch geschalteten Elektroden Spitze Fe^{+++} -Ionen etwa 10 sec durch 10^{-6} A Gleichstrom am Ableitort abgeschieden. Während eines Versuches wurden nicht mehr als 3 solcher Markierungen gesetzt. Nach Beendigung des Versuches perfundierten wir das Gehirn mit einer 10% Formalinlösung, in der 1% Kaliumhexacyanoferrat (II) gelöst war, über den Carotis- und Basilariskreislauf. Das abgeschiedene Eisen färbte sich nach der Berliner-Blau-Reaktion.

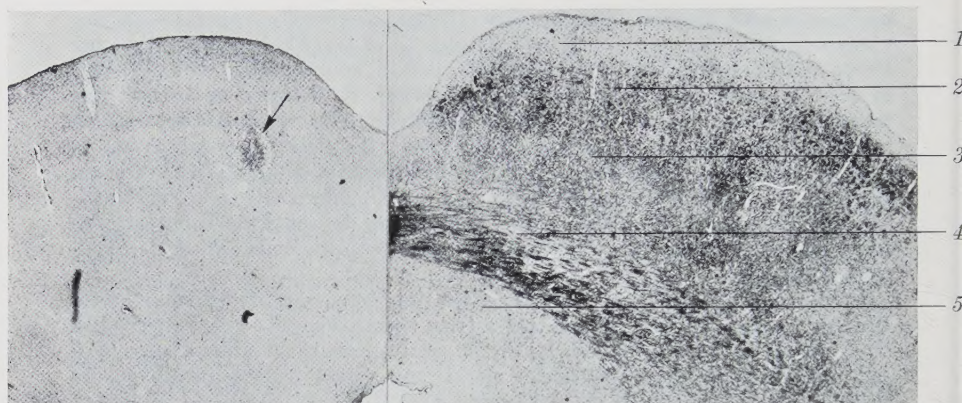
In Abständen von 100 oder 35 μ in der Nähe der Markierung wurde das Gewebe 7 μ dick geschnitten und mit Kernechtrot zur Abhebung des blauen Koagulationspunktes gefärbt (Eisengegenfärbung). Zusätzlich wurde meistens eine kombinierte Markscheiden-Kernfärbung (Luxol-Fast Blue und Cresylviolett) durchgeführt, die die verschiedenen Faser- und Zellschichten des Tectums besonders deutlich zur Darstellung brachte (Abb. 1). Vom markanten Übergang des Colliculus inferior zum Colliculus superior (stereotaktische Koordinate -2) konnte man die Schnitte bis zur Markierung auszählen und unter Berücksichtigung einer 20%igen Schrumpfung den anterior-posterior Wert des Ableitortes errechnen und in stereotaktischen Koordinaten (Horsley-Clark) ausdrücken. Tiefe und laterale Lage des markierten Ableitortes wurden mit einer Okularskala des Mikroskopes bestimmt. Die mikroskopischen Bilder der Schnitte verglichen wir mit den entsprechenden Abbildungen des stereotaktischen Hirnatlas der Katze von Snider und Niemer (1961).

C. Ergebnisse

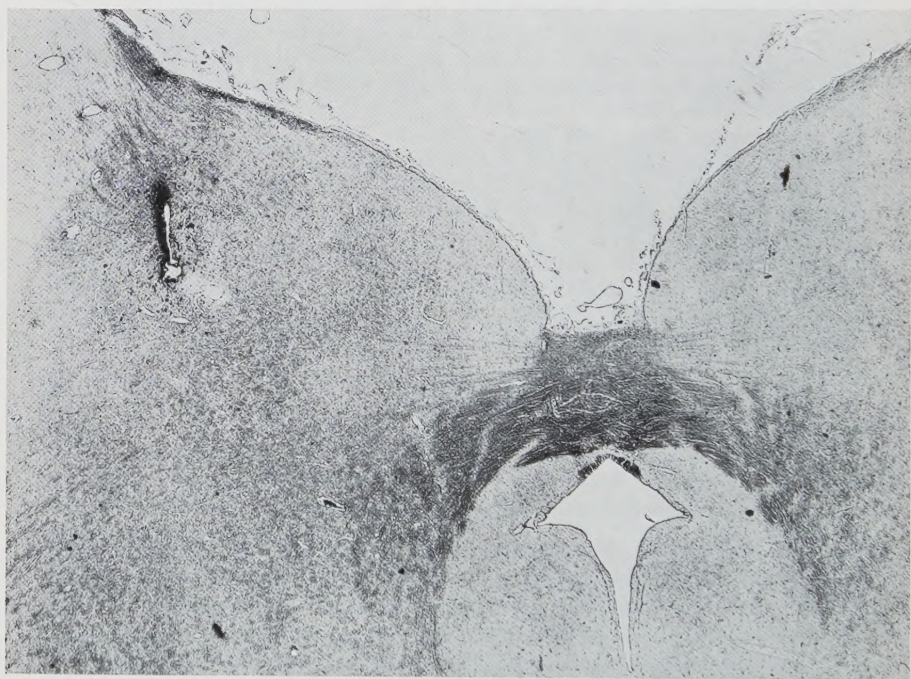
I. Colliculus superior

1. Reaktionsweise der Neurone auf stationäre und bewegte Reize und Struktur der rezeptiven Felder

Mit stationärem, intermittierendem Punktlicht der Frequenz 1 Hz wurden die rezeptiven Felder von 108 Neuronen ausgetestet (Abb. 2). Der Kontrast des Lichtpunktes zum konstanten Hintergrund war auf eine gute Aktivierung einreguliert. 53% der rezeptiven Felder waren gleichförmig strukturiert, d. h. ein Punktlichtreiz erzeugte bei Neuronen mit solchen Feldern entweder nur on-Antworten (6,5%), nur off-Antworten (5,5%) oder nur on-off-Antworten (41%). „On“- oder „off“-Antwort heißt, das Neuron entlädt bei Licht an bzw. bei Licht aus. Diese Felder gehörten zu Neuronen der oberen Colliculuschichten s. g. s. und s. o. (entsprechend 0,1–1,8 mm tief) und hatten die kleineren Felddurchmesser ($7-20^\circ$). Die restlichen Felder hatten zusammengesetzte Strukturen: 42 Neurone (40%) reagierten mit on-off- und reinen off-Ant-



A



B

Abb. 1. A Frontalschnitt durch den Colliculus superior der Katze. Links: Kernechtrot-Färbung zur Abhebung der Koagulationspunkte. Rechts: Kombinierte Luxol-fastblue- und Cresylviolett-Färbung. Pfeile: Nach der Berliner Blau Reaktion gefärbte Ableitorte. 1 s. g. s., 2 s. o., 3 s. mediale (griseum und album), 4 s. profundum (griseum und album), 5 zentrales Höhlengrau. B Frontalschnitt durch das Praetecum der Katze bei 5,5 mm anterior. Färbung des Schnittes wie bei Abb. 12 rechts. Pfeil: Ableitort

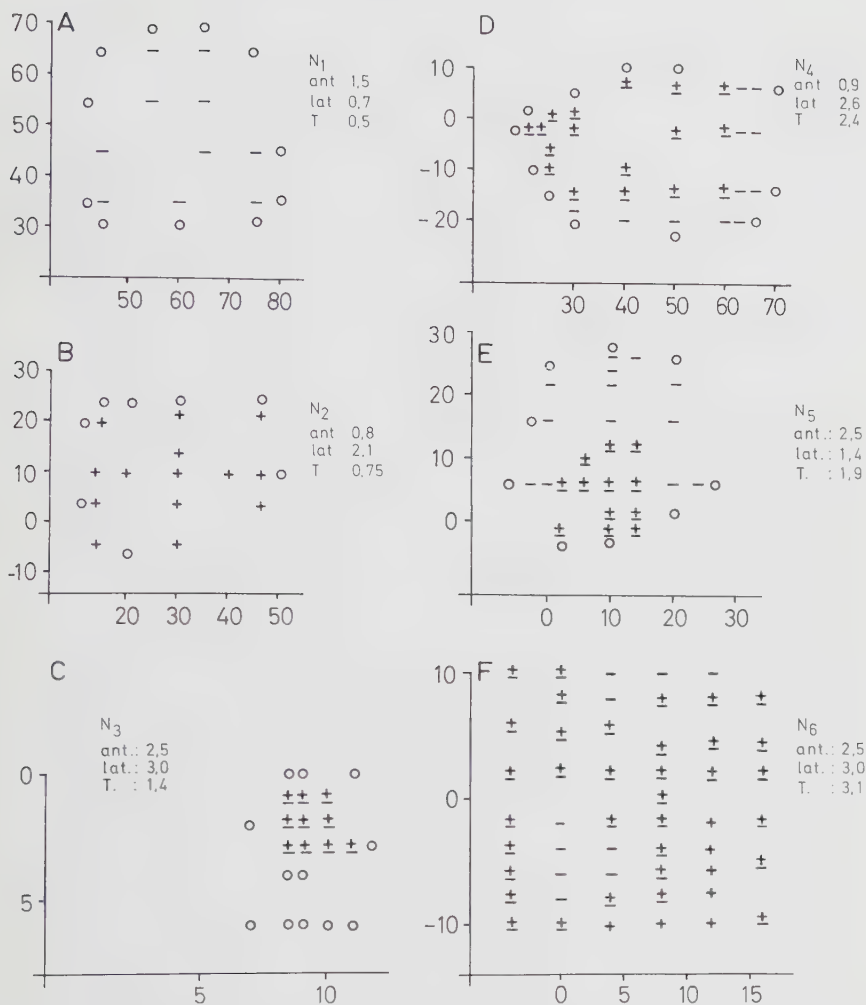


Abb. 2 A—F. Reaktionen von Neuronen des Colliculus superior der Katze auf stationär intermittierende Punktlichtreizung verschiedener Teile des rezeptiven Feldes. — off-aktiviert, nicht on-gehemmt; + on-aktiviert, nicht off-gehemmt; ± on-off-aktiviert; o keine Reaktion auf stationäre Reize. Abszissen: temporale —, Ordinaten: dorso-ventrale Exzentrizität des Reizortes im Gesichtsfeld (negative Zahl = ventral). A—C homogene Feldstrukturen; D—F inhomogene Feldstrukturen; D on-off Feld mit meist asymmetrischer off-Peripherie; E getrennte on-off- und off-Bezirke im rezeptiven Feld eines Neurons; F regellos verteilte Bezirke mit on-, off- und on-off Antworten in einem rezeptiven Feld. Zu jedem Neuron ist der Ableitort im Colliculus angegeben. (ant. anterior, lat. lateral, T Tiefe des Neurons in mm von der Colliculusoberfläche)

worten, davon zeigten 60% die off-Antwort nur bei Reizen in der Feld-peripherie, 25% ließen sich von getrennten on-off- und off-Bezirken innerhalb eines rezeptiven Feldes aktivieren und die Felder von 15% der 42 Neurone zeigten im ganzen erregenden Bereich vermischte und variierende Zonen. Bei 6 Neuronen der Gesamtpopulation (5,5%) ließen sich sowohl reine on- und off- als auch on-off-Antworten aus den rezeptiven Feldern auslösen. Diese insgesamt 46% der Neurone, mit größeren Durchmessern (20—44°) und ungleichförmigen, aber ungeordneten Strukturen ihrer rezeptiven Felder, konnten aus den tieferen Schichten des Colliculus, 2 mm und tiefer, abgeleitet werden. Alle mit Punktlicht getesteten Neurone zeigten weder eine on- noch eine off-Hemmung, d. h. bei Licht an oder bei Licht aus wurde die Entladungsfrequenz eines Neurons nicht vermindert.

Neurone, die von beiden Augen aktiviert werden konnten, zeigten für jedes Auge einzeln die gleiche Struktur der rezeptiven Felder. Bei diesen binocular erregbaren Neuronen lagen die beim ipsilateralen Auge bestimmten Feldgrenzen weiter nasal als die entsprechenden des contralateralen Auges, da die Augachsen durch die Augenmuskelrelaxation um 4—10° divergierten. Korrigierte man die unterschiedlichen Feldgrenzenpositionen um diese Werte, deckten sich gleich große Felder genau. Waren die getrennt für jedes Auge bestimmten Felder ungleich groß (bei 20%), dann lag das kleinere, meist vom ipsilateralen Auge stammende Feld exzentrisch so in dem größeren eingeschlossen, daß die nasalen Feldgrenzen beider Felder übereinstimmten. Außerdem fand sich eine stärkere Aktivierbarkeit eines Neurons durch das Auge, dem das größere Feld entstammte. Die kleinen Felder waren oft nur mit den effektiveren Bewegungsreizen zu bestimmen. Wenig binocular erregbare Neurone konnten aus der obersten Schicht des s. g. s. (0,1—0,3 mm) und an der Grenze zum s. o. (0,6—0,9 mm) abgeleitet werden. In den übrigen

Tabelle 1. *Lokalisation der Reaktionstypen in den Colliculusschichten*

1	2	3	4	5	6
Schicht	Ableit- tiefe (mm)	Feld- durch- messer ^a (°)	Struktur der R.F.	Richtungs- spezifität ^a (%)	Binocular erregbar ^a (%)
s. g. s.	0.1—0.3 0.3—0.6 0.6—0.9	6—8 7—15 13—27	on; off; on-off;	13—27 13—27 54—74	0—11 57—87 15—48
s. o.	0.9—1.2	22—42°	on-off;	54—74	59—76
s. m.	1.2—2.4	34—54	on-off + off;	70—91	59—76
s. p.	2.4—3.6	17—49	on + on — off + off	70—91	59—76

^a = 2-Sigma Grenzen.

Schichten waren etwa 70% der Neurone binocular erregbar (Tab. 1). Die Aktivierung eines Neurons durch einen Bewegungsreiz begann, wenn ein Lichtpunkt oder eine dunkle Scheibe ($1-5^\circ$) in das rezeptive Feld eintrat, sie endete beim Verlassen des Feldes. Für bewegte Reize verschiedener Größe konnte die Reaktion über einen weiten Bereich der Reizgröße konstant sein oder sie nahm mit der Reizgröße zu, um wieder abzufallen, wenn der Reiz mehr als das rezeptive Feld überdeckte. Dieses Verhalten war unabhängig davon, ob helle oder dunkle Reize verwendet wurden.

Nur wenige Einheiten hatten eine Nachentladung nach Anhalten im Feld oder Bewegung aus dem Feld. Eine Hemmung bei Verlassen des Feldes konnte kein Reiz hervorrufen.

Die mit Bewegungsreizen oder stationärem, intermittierendem Lichtpunkt bestimmten Feldgrenzen waren gleich. Zu berücksichtigen ist, daß Bewegungen meist wirksamere Reize sind (Bewegungsspezifität) und sich damit an der Feldperipherie leichter eine Reaktion auslösen läßt. 55% der Bewegungsneurone waren richtungsspezifisch. Dabei wurde nicht zwischen relativer (Bevorzugung einer Bewegungsrichtung) und absoluter (Beantwortung nur einer Bewegungsrichtung) Richtungsspezifität unterschieden. Die wenigsten richtungsspezifischen Neurone waren im s. g. s. zu finden, absolute Richtungsspezifität trat erst bei den Neuronen in den tiefen Schichten, Stratum mediale und profundum auf.

Mit der Ableittiefe nimmt die Feldgröße und die Komplexität der Feldstruktur, die binoculare Erregbarkeit und die Richtungsspezifität der Neurone im Colliculus superior zu (Tabelle 1).

2. Beziehung zwischen Ableitort und Lage der rezeptiven Felder

Fast alle rezeptiven Felder tectaler Neurone sind in der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte lokalisiert. Eine kontinuierliche Verschiebung des Ableitortes von caudal nach rostral im Colliculus superior bedingt eine Verschiebung der Feldposition von temporal nach nasal, d. h. zur Gesichtsfeldmitte hin. Bei sukzessiver Verschiebung des Ableitortes von medial nach lateral wandern die rezeptiven Felder von oben nach unten im Gesichtsfeld (Abb. 3). Die Projektion des horizontalen Meridians des Gesichtsfeldes verläuft parasagittal etwa in der Mitte der Colliculusoberflächen. Die Projektion des vertikalen Meridians verläuft im rostralsten Abschnitt des Colliculus von medial nach lateral (s. unten, Abb. 4). Innerhalb einer zur Colliculusoberfläche senkrechten Penetration verändert sich die Lage der rezeptiven Felder nur geringfügig. Von oben nach unten werden die Durchmesser größer, die Felder überlappen sich aber weitgehend. Dies bedeutet, daß das Gesichtsfeld auf alle 3 grauen Schichten des Colliculus superior isotop projiziert wird. So lassen sich für

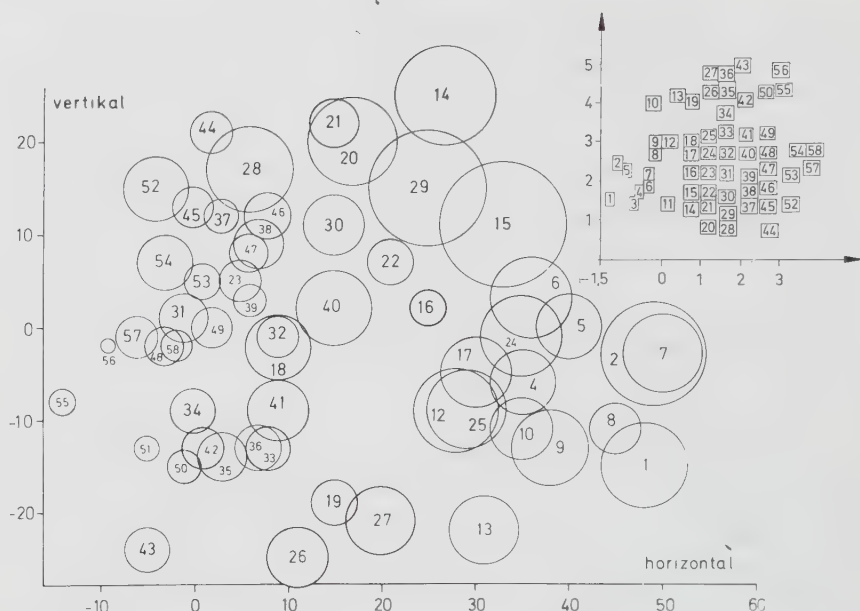


Abb. 3. Zusammengehörige Oberflächenabschnitte des Colliculus (Quadrate = $0,5 \times 0,5 \text{ mm}^2$) und Mittelwerte der Feldpositionen (Kreise) sind durch gleiche Zahlen gekennzeichnet. Linker Abbildungsteil: Abszisse: horizontale; Ordinate: vertikale Exzentrizität der Feldpositionen im Gesichtsfeld. Das Verhältnis der Kreisdurchmesser entspricht dem Verhältnis der Feldgrößen. Verhältnis Kreis- zu Feldgröße = 1:2. Rechter Abbildungsteil: Oberflächenkoordinaten der unter einem Colliculusabschnitt zusammengefaßten Ableitorte (mm)

die retinotopische Beziehung eines Colliculusoberflächenortes alle an diesem Ort abgeleiteten Neurone berücksichtigen. Dazu unterteilte ich die Oberfläche in ein Raster mit $0,5 \text{ mm}$ Seitenlänge je Einheit und mittelte die Feldmittelpunkte und -grenzen aller Neurone eines solchen $0,25 \text{ mm}^2$ großen Rasterpunktes (Abb. 3).

Geht man davon aus, welche Neurone die Mittelpunkte ihrer rezeptiven Felder in einem $10 \times 10^\circ$ großen Gesichtsfeldabschnitt definierter Lage haben und vernachlässigt man die Ausdehnung und Überschneidung der rezeptiven Felder, erhält man als Projektionsschema ein verzerrtes Abbild des ganzen contralateralen und 10° — neben dem vertikalen Meridian — des ipsilateralen Gesichtsfeldes (Abb. 4).

3. Zusammenhang zwischen Lage der rezeptiven Felder und spezifischer Reaktionsweise

Vorzugsrichtungen richtungsspezifischer Neurone, deren Felder in der contralateralen Gesichtsfeldhälfte lagen, waren meist nach contra-

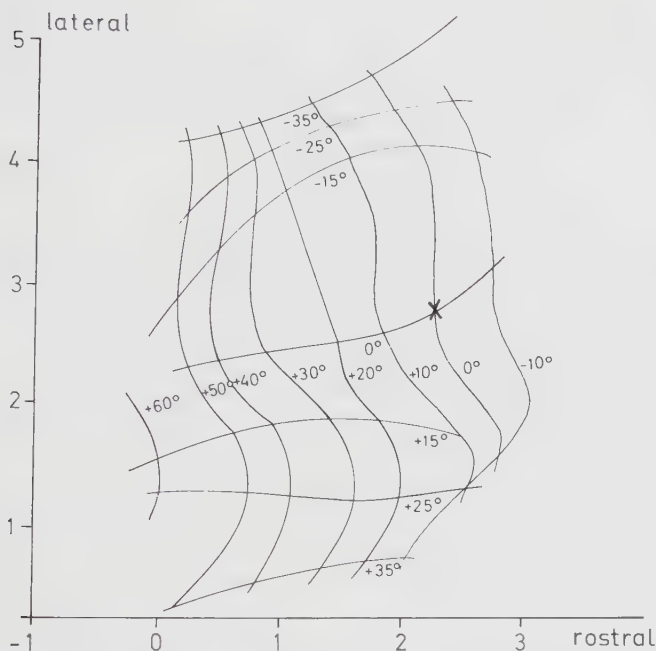


Abb. 4. Projektionsschema des Gesichtsfeldes auf dem linken Colliculus superior der Katze. Abszisse: caudal-rostral Koordinaten; Ordinate: medial-lateral Koordinaten des Colliculus. Waagrechte Zahlenreihe von -10 bis $+60$: Gesichtsfeld von nasal nach temporal, senkrechte Zahlenreihe von -35 bis $+35$: Gesichtsfeld von ventral nach dorsal. $\times$ Schnittpunkt der 0-Meridiane = Gesichtsfeldmittelpunkt

lateral gerichtet. Feldposition in der oberen Gesichtsfeldhälfte korrelierte häufig mit nach oben gerichteten Vorzugsrichtungen während Feldposition in der unteren Gesichtsfeldhälfte in der Regel mit Bevorzugung nach unten gerichteter Bewegungen verbunden war. Durch diese Beziehung ergibt sich, daß tectale Neurone vorwiegend Bewegungen, die zur Gesichtsfeldperipherie hin gerichtet sind (zentrifugale Bewegungen) signalisieren (s. auch Straschill und Hoffmann, 1969).

4. Zusammenhang zwischen Felddurchmesser und Feldposition

Die Feldgröße — mittlerer Durchmesser $26 \pm 13^\circ$ — hängt neben der Tiefe der abgeleiteten Neurone besonders von der Entfernung ihrer rezeptiven Felder vom Gesichtsfeldmittelpunkt ab und damit auch von ihrer über die Retinotopie bestimmten Lage im Colliculus. Die horizontale Ausdehnung der Felder ist eine Funktion ihrer nasotemporalen Lage im Gesichtsfeld, die vertikale korreliert mehr zu ihrer dorsoventralen Lage

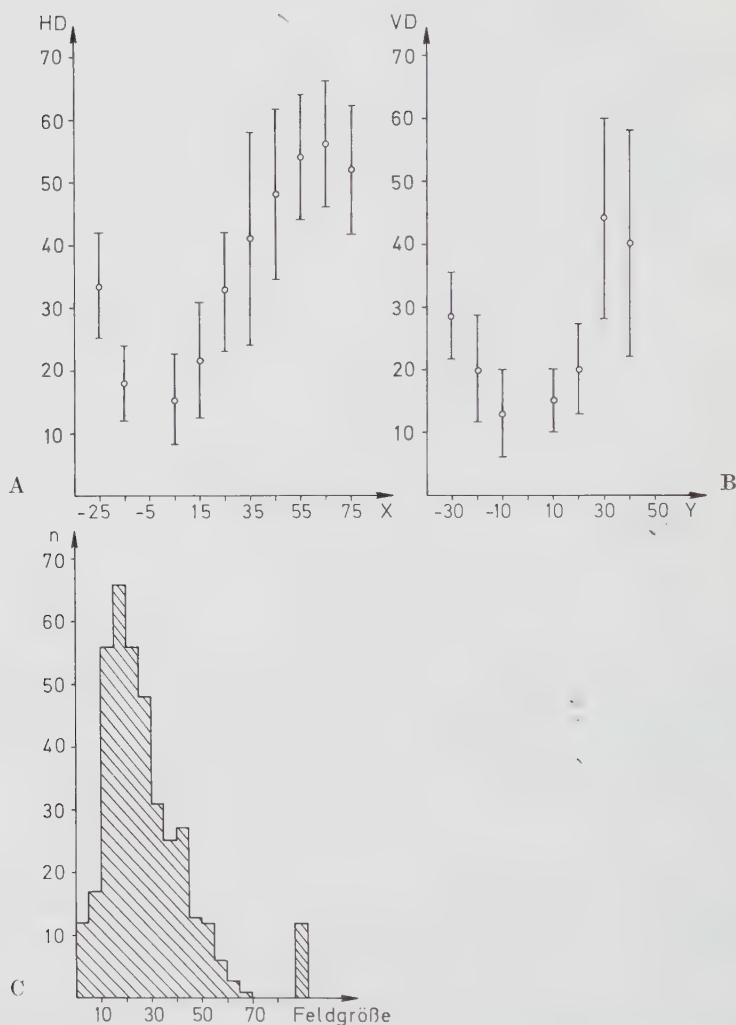


Abb. 5A -C. Zusammenhang zwischen Durchmesser und Exzentrität rezeptiver Felder (A und B) und Häufigkeitsverteilung der Felddurchmesser. A Abszisse: horizontale Exzentrität (Grad), Negativwerte: nasal; Ordinate: Horizontaldurchmesser (Grad). B Abszisse: vertikale Exzentrität (Grad), Negativwerte: ventral; Ordinate: Vertikaldurchmesser (Grad). C Abszisse: Felddurchmesser rezeptiver Felder von Neuronen des Colliculus superior (Grad). Ordinate: absolute Häufigkeit. Klassenbreite 5° , Mittelwert 26° , Streuung 13°

(Abb. 5). Caudal sowie ganz lateral und medial im Colliculus liegen die Neurone mit großen peripheren Feldern, rostral und in der Mitte Neurone mit kleinen Feldern. Am Projektionsort der großen Felder ist pro Ober-

flächeneinheit ein größerer Gesichtsfeldanteil abgebildet als am Projektionsort der kleinen Felder. Der Ort des schärfsten Sehens wird im rostralen Colliculus vergrößert abgebildet und erfährt wie in der Retina und dem visuellen Cortex die beste optische Auflösung (Abb. 3, 4; Tab. 2, Spalte 8).

5. Genauigkeit der Projektion

Mittels *T*-Test wurde geprüft, ob bei 0,5 mm auf der Oberfläche des Colliculus superior voneinander entfernten und im Projektionsgebiet des horizontalen Meridians gelegenen Ableitorten die Position zugehöriger Feldmittelpunkte und Feldgrenzen im Gesichtsfeld sich signifikant unterscheiden. (Tabelle 2, Spalte 1—4). Es ergab sich für den caudalen und mittleren Bereich des Colliculus superior eine deutliche Signifikanz der Unterschiede ($p \leq 0.01$). Bei kleineren Abständen auf der Colliculusoberfläche (< 0.5 mm) waren die Unterschiede der Feldpositionen nicht mehr statistisch gesichert.

Neurone, die vertikal zur Colliculusoberfläche in den verschiedenen Schichten untereinander liegen und von denen die Lokalisation der rezeptiven Felder im Gesichtsfeld statistisch nicht unterschieden werden kann, werden zu funktionellen anatomischen Säulen zusammengefaßt. Die Länge dieser „Zellsäulen“ beträgt etwa 3,6 mm und der mittlere Durchmesser ≥ 0.5 mm. Dieser experimentell bestimmte Wert des Säulendurchmessers stimmt mit der Weite der Dendritenbäume (500μ) sehr gut überein (s. S. 28), obwohl dies allein nicht für die Annahme ausreicht, daß die Form und Ausdehnung der Dendritenbäume die rezeptiven Felder bestimmt. 0,5 mm im mittleren und caudalen Bereich des Colliculus superior entsprechen 10 — 12° im Gesichtsfeld. Im rostralen Bereich des Colliculus superior ist der Mindestabstand zweier Ableitorte, der signifikante Unterschiede der Feldpositionen gewährleistet, größer als 0,5 mm. Bei 0,5 mm entfernten Ableitorten würden sich die Positionen der rezeptiven Felder im zentralen Gesichtsfeld infolge dessen vergrößerter Abbildung im rostralen Colliculus nur um 1 — 2° unterscheiden. Der Abstand von zwei rezeptiven Feldern muß aber im Mittel mindestens 6 — 7° betragen, damit ihre Abbildung auf zwei getrennten Orten des rostralen Colliculus superior statistisch gesichert ist. (Tabelle 2, Spalte 8).

Im Gesichtsfeld läßt sich die Position eines rezeptiven Feldes durch die Lage seiner nasalen oder temporalen Feldgrenzen oder die seines Mittelpunktes beschreiben. Um zu entscheiden, welche der drei Größen am engsten mit einem bestimmten Ableitort korreliert, d. h. mit der geringsten Streuung im Tectum abgebildet wird, wurde der mittlere „Kontrast“ für Feldgrenzen und Feldmittelpunkte benachbarter Ableitorte (Abstand: 0,5 mm) berechnet. Diese statistische Größe (s. Dixon

und Massey, 1957, S. 152) gibt an, wie groß mit vorgegebener Wahrscheinlichkeit der Unterschied zweier Meßgrößen X_1 und X_2 mindestens ist. Je größer dieser Mindestwert, desto größer der Kontrast zwischen X_1 und X_2 . Der Kontrast errechnet sich aus der Formel:

$$\left[(X_1 - X_2) \pm \frac{q_{1-\alpha} \cdot s_p}{\sqrt{n}} \right].$$

Tabelle 2. Neuronengruppen des Colliculus superior von caudal bis rostral mit 0,5 mm Abstand, auf die das Gesichtsfeld um den horizontalen Meridian von temporal bis nasal projiziert wird

1	2	3	4	5	6	7	8
Ableit- ort a.-p. (mm)	Sicherheit der Trenn- barkeit (<i>T</i> -Test)			Kontrast zweier benachbarter Orte			Auf- lösungs- vermögen (Grad)
	n (%)	t (%)	m (%)	n	t	m	
-1,0	70	99	95	-6,2	+4,8	-0,5	13
-0,2	99,9	97	99,7	+2,8	+0,4	+4,1	9
0,3	65	99	95	-5,3	+5,7	+6,0	14
0,8	65	95	95	-5,2	-3,0	-1,7	9
1,3	99,9	99,9	99,9	+3,2	+5,1	+2,6	6
1,8	97	99,9	99,9	-3,3	-1,5	-0,2	6
2,3	50	85	90	-6,4	-6,7	-3,9	7
2,8	90	80	55				6
3,3							

n = nasale Feldgrenze; t = temporale Feldgrenze; m = Mittelpunkte der rezeptiven Felder.

$$\sum_{-1}^{2,8} \quad -14,0 \quad +4,8 \quad +6,4$$

Mittlerer Kontrast -2,0 +0,7 +0,9

q ist eine tabulierte, von der geforderten Signifikanz abhängige Größe, n die Zahl der Stichproben und s_p die mittlere Streuung beider Populationen. In unserem Fall geben X_1 und X_2 die Lage der Feldgrenzen oder Mittelpunkte der Neurone benachbarter Ableitpunkte an. Da $X_1 > X_2$, lautet die Bedingung der Unterscheidbarkeit in unserem Fall

$$\left[(X_1 - X_2) - \frac{q_{95\%} \cdot s_p}{\sqrt{n}} \right] > 0.$$

Der Mittelwert der Kontraste aller nasalen Feldgrenzen benachbarter Neurone (Tabelle 2, Spalte 5) erfüllte mit -2,0 diese Bedingung nicht, während der Kontrast der temporalen Feldgrenzen (+0,7, Tabelle 2, Spalte 6) und der Feldmittelpunkte (+1,0; Tabelle 2, Spalte 7) ihr genügten. Das bedeutet, daß temporale Feldgrenzen und Feldmittelpunkte

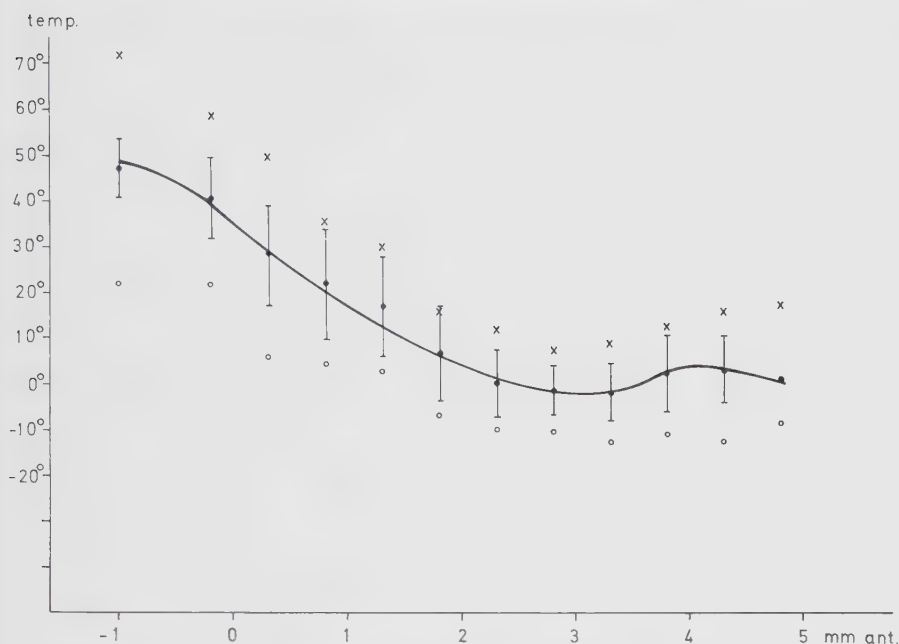


Abb. 6. Zusammenhang zwischen den Ableitorten von Neuronen des Projektionsgebietes des horizontalen Meridians auf der Oberfläche des Colliculus und des Praectectum der Katze und der horizontalen Exzentrizität der rezeptiven Felder im Gesichtsfeld nahe dem horizontalen Meridian. Abszisse: caudal — rostrale Position des Ableitortes (stereotaktische Koordinaten von 1 posterior (= -1) bis 5 anterior. Ordinate: horizontaler Meridian von nasal (-20°) bis temporal (70°). ● Mittelwerte der Mittelpunkte der rezeptiven Felder mit Standardabweichungen (Balken); x Mittelwerte der temporalen Feldgrenzen, o Mittelwerte der nasalen Feldgrenzen

enger mit dem Ableitort korrelieren als nasale Feldgrenzen. Dies geht auch aus Abb. 6 hervor, in der man die flachere Regression der nasalen Feldgrenzen (Kreise) gegenüber den temporalen (Kreuze) in Abhängigkeit von der Lokalisation im Colliculus (Abszisse) gut erkennt.

6. Projektion des vertikalen Meridians und Übergang zum Praectectum

Als vertikaler Meridian gilt die senkrechte Linie im Gesichtsfeld, die auf der Retina durch die Area centralis verläuft. Die Ableitorte aller Neurone, deren rezeptive Felder nasal vom vertikalen Meridian begrenzt werden, sind nach dem χ^2 -Test mit 90%iger Sicherheit in dem Bereich 1,1—3,3 mm anterior normalverteilt (Mittelwert 2,2 mm anterior, Tabelle 3, Spalte 2 und 3). Eine Gleichverteilung der Neurone über dieses Gebiet ist nur zu 50% wahrscheinlich (Spalte 2 und 4). Die Neurone,

deren Feldmittelpunkte am vertikalen Meridian liegen, werden von 2,0—3,4 mm anterior abgeleitet. Sie sind über dieses Gebiet weder normal noch gleichverteilt; beides ist nur zu 10% wahrscheinlich (Tabelle 3, Spalte 5—7). Die Verteilung hat ihr Maximum bei 3,1 mm, ihren Mittelwert bei 2,7 mm anterior. Zwischen 2,7 und 3,1 mm anterior leitet man häufig schon von Neuronen ab, deren Felder ganz im zum Ableitort ipsilateralen Gesichtsfeld liegen. Beginnen die rezeptiven Felder sich wieder nach contralateral zu verschieben, wenn der Ableitort weiter nach anterior verlegt wird, befindet sich das registrierte Neuron schon im Praetectum. Der Übergang vom Colliculus superior zum Praetectum ist fließend. Aus unseren Befunden geht hervor, daß die Region, in der die „Driftrichtung“ der rezeptiven Felder sich von contra- nach ipsilateral (s. S. 47) in von ipsi- nach contralateral umkehrt, immer mit der anatomischen Grenze zwischen Colliculus und Praetectum (nach dem hirnanatomischen Atlas von Snider und Niemer) übereinstimmt. Diese Region beginnt bei 3 mm anterior (Abb. 6).

Tabelle 3. χ^2 -Test zur Verteilung der Neurone, deren rezeptive Felder am vertikalen Meridian liegen

1	2	3	4	5	6	7
Ableit- ort der Neurone Anterior (mm)	Gruppen- umfang	Theoretischer Wert		Gruppen- umfang	Theoretische Werte	
		normal- verteilt	gleich- verteilt		normal- verteilt	gleich- verteilt
		nasale Feldgrenzen			Feldmittelpunkte bei 0° temporal	
0,8	6	5,8	10,3			
1,3	11	9,6	10,3	2	1,8	9,7
1,8	15	12,7	10,3	9	5,6	9,7
2,3	11	13,6	10,3	11	10,5	9,7
2,8	10	11,6	10,3	14	12,2	9,7
3,3	8	8,0	10,3	16	8,6	9,7
3,8	6	4,5	10,3	7	3,8	9,7
χ^2		2,7	7,2		12,34	12,7
Sicherheit für die entsprechende Ver- teilung		90%	50%		10%	10%

II. Praetectum

1. Spezifische Reaktionsweise und Struktur der rezeptiven Felder

220 Neurone aus verschiedenen praetectalen Kernen wurden mit den gleichen Reizen wie die Neurone des Colliculus getestet. Zusätzlich zu im Colliculus superior gefundenen bewegungsspezifischen und richtungs-spezifischen Neuronen fanden sich in den praetectalen Kernen Neurone (15%), die signifikant Bewegungen in der Sagittalebene, d. h. senkrecht

zur Retina, bevorzugten (S-Neurone). Neben richtungsunspezifischen gab es richtungsspezifische Neurone, die nur bei Bewegung vom Tier weg (S_f -Neurone)¹ oder auf das Tier zu (S_p -Neurone)² reagierten (Abb. 7). Da diese Reaktion auch mit einem verdeckten Auge erfolgte, ist als spezifisch beantworteter Reizparameter nur Verkleinerung bzw. Vergrößerung des Retinabildes denkbar. Tatsächlich reagierten Neurone, die sonst nur auf eine Bewegung vom Tier weg antworteten, ebenso nur auf einen sich im festen Abstand vom Tier verkleinernden Lichtpunkt und umgekehrt. Diese Reaktionen waren invariant gegenüber Verwendung dunkler oder heller Scheiben, bzw. Vergrößerung oder Verkleinerung eines Lichtpunktes oder Schattens.

Auf intermittierende stationäre Punktlichtreize im rezeptiven Feld verhielten sich die praectectalen Neurone wie die Neurone des Colliculus superior. Es gab keine konzentrisch organisierten, antagonistischen Felder des retinalen Typs. Kein Neuron, mit einer Ausnahme, zeigte irgendwo im rezeptiven Feld eine on- oder off-Hemmung. 1 Neuron wurde bei Belichtung im ganzen rezeptiven Feld gehemmt. Bei „Licht aus“ wurde es tonisch aktiviert. 80% der Neurone reagierten nicht auf intermittierende diffuse Lichtreize. Einige Neurone zeigten eine tonische Aktivierung bei diffuser oder punktförmiger Beleuchtung im rezeptiven Feld. Der mittlere Felddurchmesser — errechnet aus den Wurzeln der Flächen der rezeptiven Felder — für praectectale Neurone beträgt $21 \pm 10,8^\circ$. Dabei wird die Gruppe der ganz großen Felder 70° nicht mit einbezogen (Abb. 8). Diese großen Felder waren über das Praetectum verstreut, d. h. nicht auf bestimmte Kerne oder Tiefen beschränkt und nicht in eine retinotopische Organisation einzuordnen. Sie gehören häufiger als die kleinen Felder zu Neuronen, die auf Sagittalbewegungen oder diffuse Lichtreize reagieren.

2. Beziehungen zwischen Ableitort und Lage der rezeptiven Felder

Für Neurone einer Penetration liegen die rezeptiven Felder konzentrisch. Verlege ich die Penetrationen in kleinen Schritten von posterior nach anterior, so liegen die Felder erst an dem Ort im Gesichtsfeld, von dem aus auch die angrenzenden am weitesten rostral gelegenen Colliculusneurone erregt wurden. Eine Vergrößerung des ipsilateralen Abbildungsbereichs geschieht durch Ausdehnung der rezeptiven Felder. Leite ich noch weiter anterior ab, verschieben sich die rezeptiven Felder aus der ipsilateralen Gesichtsfeldhälfte zurück in die contralaterale, also entgegengesetzt wie im Colliculus superior, wo sich bei sukzessiven Ableitungen von posterior nach anterior die rezeptiven Felder immer nach

1 S = sagittal, f = fugal

2 S = sagittal, p = petal

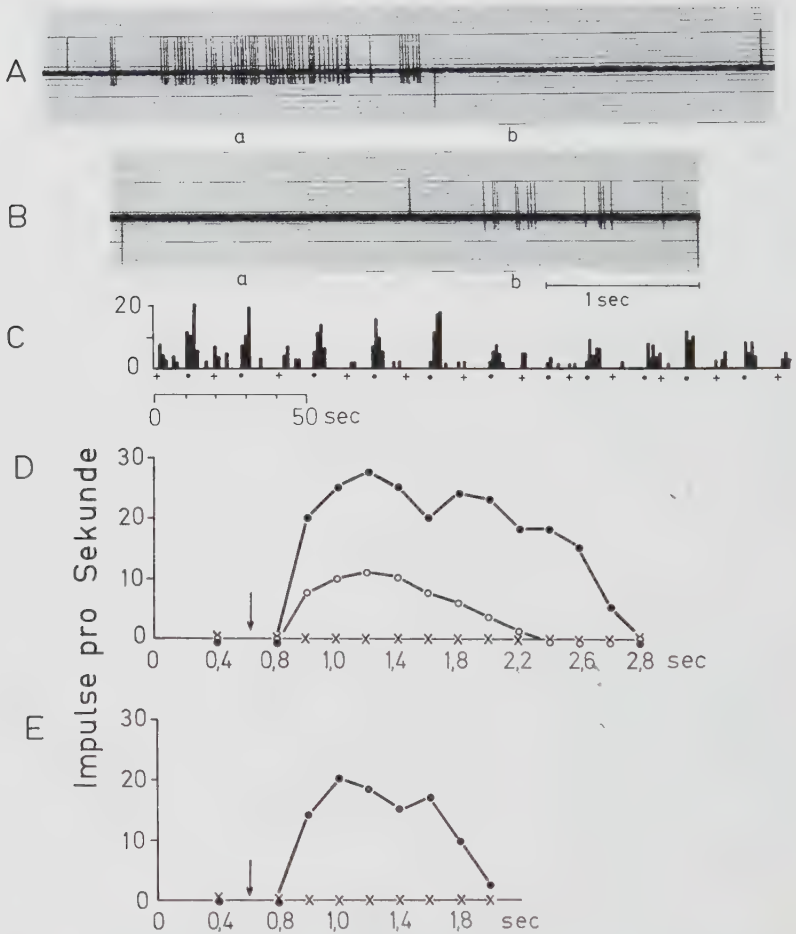


Abb. 7. A und C Reaktionen eines praectectalen Neurons bei Bewegung eines Reizes auf das Tier zu (bei *a* und ●) oder Bewegung des Reizes vom Tier weg (bei *b* und +). Reiz: schwarze Scheibe, die von Hand oder von einem Elektromotor auf einer Schiene vor und zurück bewegt wurde. Beginn und Ende einer Bewegung sind in A durch Artefakte gekennzeichnet. Die Höhe eines Balkens in C gibt die Entladung eines Neurons pro sec an. B Reaktion desselben Neurons wie bei A und C auf einen sich in konstanter Entfernung kontinuierlich verkleinernden (*a*) oder vergrößernden Lichtpunkt (*b*). D Graphische Darstellung der Reaktion bei A. Pfeil: Beginn der Bewegungen, ● Reaktion bei Bewegungen auf das Tier zu, × Reaktion bei Bewegungen vom Tier weg, ○ Reaktion auf Bewegungen von nasal nach temporal in konstanter Entfernung. E Graphische Darstellung der Reaktion bei B. ● Vergrößerung des Lichtpunktes, × Verkleinerung des Lichtpunktes. Die Werte in D und E sind aus 10 Reaktionen gemittelt. Abszisse: Zeitverlauf einer Reaktion; Ordinate: Impulse pro Sekunde

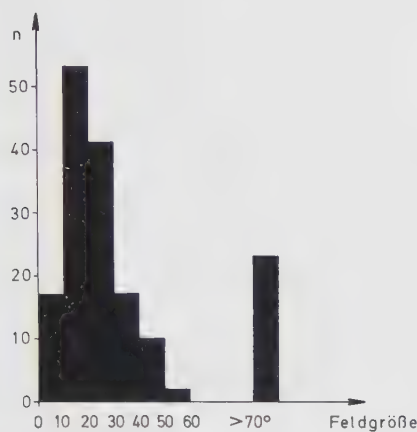


Abb. 8. Häufigkeitsverteilung der Feldgrößen von rezeptiven Feldern praetectaler Neurone. Abszisse: Quadratwurzel der Fläche der Felder, die aus dem Produkt des horizontalen und vertikalen Durchmessers gebildet wurde. Ordinate: Absolute Häufigkeit. Klassenbreite 10°

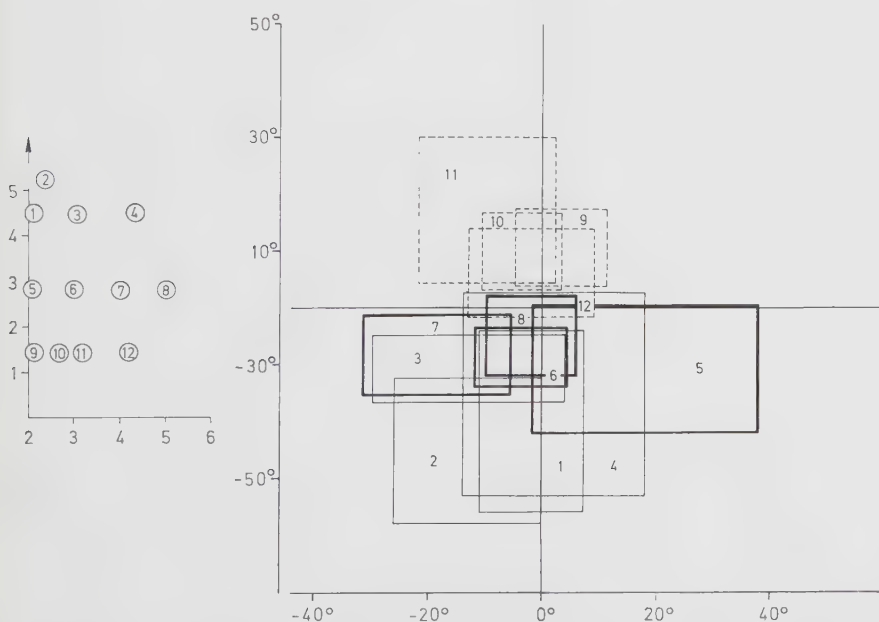
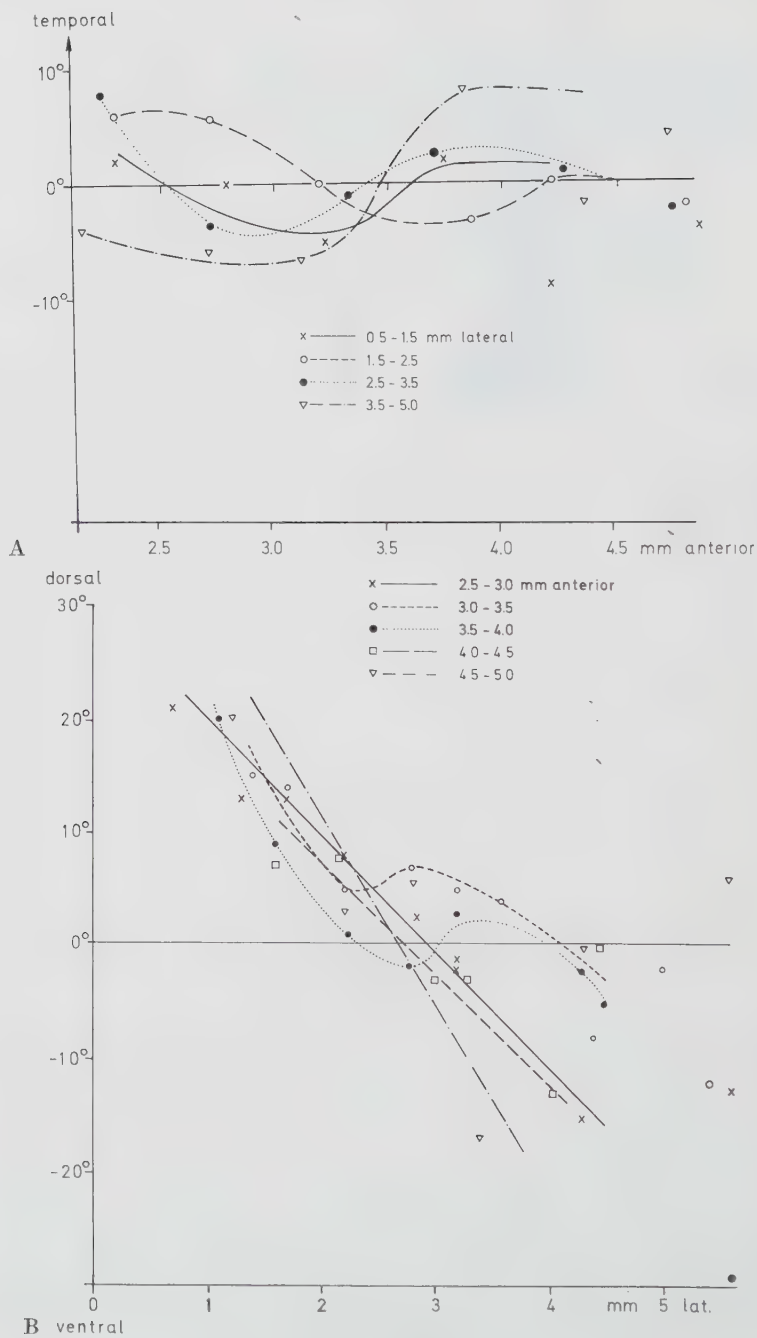


Abb. 9. Zusammengehörige Ableitorte (Kreise) und rezeptive Felder (Rechtecke) praetectaler Neurone sind durch gleiche Zahlen gekennzeichnet. Links: Oberflächenkoordinaten der Ableitorte. Abszisse: caudal-rostral (mm), Ordinate: medial-lateral (mm) Rechts: Horizontale — (Abszisse) und vertikale Exzentrizität (Ordinate) der Feldpositionen im Gesichtsfeld. (— nasal und ventral).



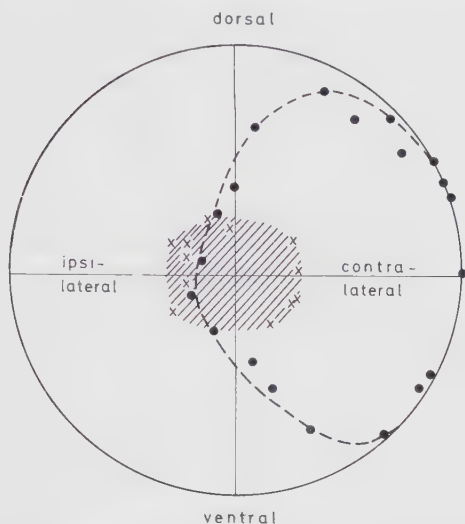


Abb. 11. Anteile des Gesichtsfeldes, die retinotopisch im Colliculus superior und im Praetectum der Katze abgebildet werden. Gesichtsfeld: angedeutet als Kreis (Durchmesser 180°). Gesichtsfeldmittelpunkt = Kreismittelpunkt. Gesichtsfeldanteil im Colliculus: begrenzt durch ●●●. Gesichtsfeldanteil im Praetectum: begrenzt durch ×××

ipsilateral verschieben (Abb. 9). Der Ort, von dem an sich die Felder nach kontralateral verschieben, liegt für verschiedene Lateralbereiche bei entsprechend abweichenden Anteriorwerten, die recht gut zu den anatomischen Verhältnissen in Beziehung gesetzt werden können. Leitet man weiter als 4,5 mm anterior von Neuronen ab, so korreliert ihr Ableitort nur noch locker zur Position ihrer rezeptiven Felder (Abb. 10A). Verändere ich meinen Ableitort bei konstantem Anteriorwert von lateral nach medial, verlagern sich die rezeptiven Felder wie im Colliculus von ventral nach dorsal im Gesichtsfeld. Bei verschiedenen Anteriorwerten unterscheiden sich die Verläufe der dorsoventralen Feldverschiebungen. Bis 3 mm anterior leitet man noch aus dem Colliculus ab. Im Bereich 3—4 mm anterior, entsprechend der Area praetectalis medial und dem

Abb. 10. A Zusammenhang zwischen den Ableitorten mit gleichen Lateralpositionen und der horizontalen Exzentrizität der Feldmittelpunkte von praetectalen Neuronen. Abszisse: caudal-rostral Koordinaten des Ableitortes. Ordinate: horizontale Exzentrizität der Feldmittelpunkte im Gesichtsfeld. (— nasal). B Zusammenhang zwischen den Ableitorten mit gleichen anteriorposterior Positionen und der vertikalen Exzentrizität der Feldmittelpunkte von praetectalen Neuronen. Abszisse: medial-lateral Koordinaten des Ableitortes. Ordinate: vertikale Exzentrizität der Feldmittelpunkte. (— ventral)

NOT lateral, wird den rezeptiven Feldern um den horizontalen Meridian eindeutig größerer Teil — von 2—4 mm lateral — der lateralen Ausdehnung des Praetectums zugeordnet als den exzentrischen Feldern (Abb. 10 B). Das rezeptive Gebiet nahe dem horizontalen Meridian wird wahrscheinlich doppelt ins Praetectum projiziert — in die laterale Area praetectalis und in den medialen NOT. Befindet sich die Elektrode weiter als 4,5 mm lateral, leitet man wahrscheinlich schon aus dem Brachium des Colliculus superior ab, in dem als Faserbündel eine retinotopische Beziehung nicht nachweisbar ist. Insgesamt wird ein zentraler Gesichtsfeldausschnitt (Durchmesser 60°) symmetrisch zum vertikalen und horizontalen Meridian nur in der Area praetectalis und im NOT retinotopisch abgebildet (Abb. 11).

D. Diskussion

I. *Colliculus superior*

1. Projektion

Das hier aufgestellte Projektionsschema (Abb. 4) stimmt qualitativ mit den Ergebnissen neuroanatomischer Degenerationsstudien (Laties und Sprague, 1966; Garey und Powell, 1968) und elektrophysiologischer Untersuchungen (Sprague et al., 1968; Sterling und Wickelgren, 1969) überein, weist aber in quantitativer Hinsicht einige Unterschiede auf. Apter (1945), die mit lokalisierten Lichtreizen im Colliculus superior Makropotentiale evozierte, fand im Gegensatz zu McIlwain und Buser (1968), Sprague et al. (1968) sowie Sterling und Wickelgren (1969) und mir keinen ipsilateralen Gesichtsfeldanteil, nicht einmal die ipsilaterale Hälfte der Area centralis, in einem Colliculus repräsentiert. Die anderen Autoren beschreiben vereinzelte Neurone mit rezeptiven Feldern im ipsilateralen Gesichtsfeld, dagegen wird nach meinen Befunden auf die Neurone des rostralen Colliculusrandes nur aus dem ipsilateralen Gesichtsfeld projiziert. Auch die von Apter angegebene temporale Gesichtsfeldgrenze von 110° fanden wir nicht mehr im Colliculus superior abgebildet. Nach Sprague et al. (1968) werden alle rezeptiven Felder von Neuronen, die etwa in der vorderen Colliculushälfte lokalisiert sind, vom vertikalen Meridian nasal begrenzt. Die Projektion des vertikalen 0-Meridians auf diese Neurone wäre also in der vorderen Tectumhälfte gleich verteilt. Diese Hypothese konnte jedoch durch mein Material nach einem χ^2 -Test nicht akzeptiert werden, vielmehr war die Projektion des vertikalen 0-Meridians über das rostrale Colliculusdrittel normal verteilt (s. Tabelle 3). Die Diskrepanz der Ergebnisse mag auf den geringen Umfang der Stichprobe von Sprague (12 Neurone) zurückzuführen sein. Die ipsilateralen Grenzen der rezeptiven Felder überschreiten also schon den

vertikalen 0-Meridian, bevor man den rostralen Rand des Colliculus superior annehmen muß und verhalten sich statistisch wie die Feldmittelpunkte. Die Meinung, daß in einem Colliculus nur das vom vertikalen 0-Meridian begrenzte contralaterale Gesichtsfeld repräsentiert ist, kann statistisch gesichert abgelehnt werden. Anatomische Befunde von Stone (1966) stützen mein Ergebnis, da 25% der Fasern aus der temporalen Retina des contralateralen Auges — entsprechend dem zum Ableitort ipsilateralen Gesichtsfeldanteil — im Chiasma kreuzen und dann nicht im Corpus geniculatum laterale enden. Retinotopische Beziehungen nach analogen Regeln wie bei der Katze sind an tectalen Einzelzellen von Schwassmann und Kruger (1965) und von Schwassmann (1968) eingehend für Fische, von Jacobson (1962) für den Frosch, von Heric und Kruger (1965) für den Alligator, von Hamdi und Whitteridge (1954) für die Taube und von Siminoff, Schwassmann und Kruger (1966) für die Ratte gefunden und schematisch dargestellt worden (Abb. 12). Die geringen artspezifischen Abweichungen hinsichtlich der Projektion hängen mit der totalen oder nicht totalen Kreuzung des Tractus opticus, dem Grad der lateralen Position der Augen und vor allem mit der Spezialisierung eines Retinateiles zusammen. Entsteht auf der Retina ein Ort verschärften Sehens durch mehr Rezeptoren pro Fläche, so wird dieser retinotopisch auf einem entsprechend größeren Teil des Tectums abgebildet. (Fisch: Schwassmann, 1968; Alligator: Heric und Kruger, 1965; Frosch: Jacobson, 1962). Bei uniformer Retina (Fisch, Ratte) entsteht auch ein nahezu symmetrisches Projektionsschema im Tectum (Schwassmann und Kruger, 1965; Siminoff et al., 1966) (Abb. 12). Es steht also nicht die phylogenetische Stellung, sondern die anatomische Spezialisierung der Retina mit der Abbildung der Umwelt auf das Tectum in Beziehung. Die Abbildungsgüte ist davon abhängig, ob dem Tectum noch diskriminative Aufgaben zufallen oder diese vom visuellen Cortex übernommen worden sind. Wie in den übrigen visuellen Zentren der Katze fand ich auch im Colliculus die Area centralis unverhältnismäßig groß abgebildet. Im Vergleich mit der Abbildung im visuellen Cortex (Hubel und Wiesel, 1962, 1965) und im Geniculatum laterale (Bishop et al., 1962) fällt deshalb das relativ geringe optische Auflösungsvermögen des Colliculus der Katze auf. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß der Colliculus superior die lokalisatorisch grobe Einstellung der Augen und des Kopfes auf visuelle und akustische Reize („visueller Greifreflex“ der Katze: Hess, 1946) sowie Folgebewegungen der Augen und des Kopfes steuert (Sprague und Meikle, 1965). Seine Neurone müssen daher über die ungefähre Richtung, in der ein Reizort liegt oder sich bewegt, Information liefern, ohne den Ort und das Muster des Reizes genau zu diskriminieren.

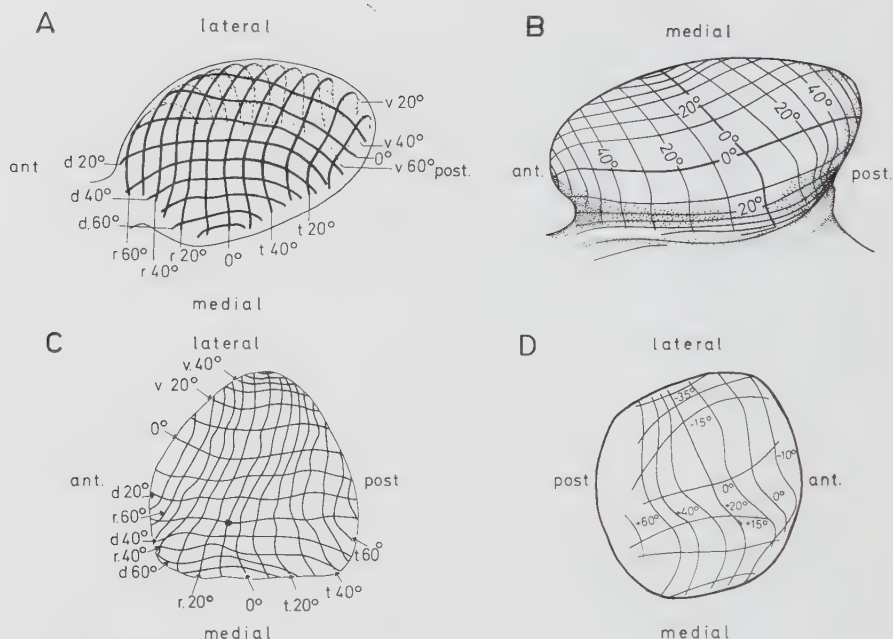


Abb. 12 A—D. Projektionsschemata des Gesichtsfeldes auf das Tectum opticum bei verschiedenen Vertebraten. A Goldfisch (Schwassmann and Kruger, 1965); B Alligator (Heric and Kruger, 1965); C Ratte (Siminoff, Schwassmann and Kruger); D Katze (nach Befunden dieser Arbeit, Umriß nach dem Hirnatlas von Niemer and Snider); Symmetrische Abbildung der Umwelt bei Goldfisch und Ratte, vergrößerte Abbildung des zentralen Gesichtsfeldbereiches bei Alligator und Katze

2. Feldstruktur und Reaktionstypen

Im Mittel waren bei meinen Ableitungen 68% der Neurone binocular erregbar und nur in der obersten Schicht des s. g. s. (0—0,3 mm) ließen sich die Neurone nicht von beiden Augen erregen. McIlwain und Buser (1968) fanden 70% binocular erregbare Neurone und Sterling und Wickelgren 79%, diese berücksichtigten aber nur Neurone mit Feldern bis 30° contralateral vom vertikalen Meridian. In der Regel ist ein Reiz effektiver, wenn beide Augen des Versuchstieres geöffnet sind, schwächer aktivierend für ein Colliculusneuron, wenn nur das contralaterale, und am schwächsten oder unwirksam, wenn nur das ipsilaterale Auge geöffnet ist. Nur über das ipsilaterale Auge erregte Neurone waren äußerst selten. Sterling und Wickelgren berichten übereinstimmend mit meinen Ergebnissen, daß sie keine Unterschiede der Feldcharakteristika für contra- und ipsilaterales Auge gefunden haben. Zu der Effektivität der

einzelnen Augen als Reizeingang haben McIlwain und Buser (1968) die gleichen Befunde. Die Durchmesser der rezeptiven Felder, die in dieser Arbeit angegeben werden, gleichen den von Sprague und Mitarbeitern gemessenen — auch für die verschiedenen Schichten. Die im Colliculus oben noch kleinen rezeptiven Felder werden von den tieferen Neuronen zusammengefaßt. Stellt man sich die kleinen tectalen Felder als überlagerte retinale on- und off-Zentrumfelder vor, könnten die so entstandenen on-off-Einheiten in den tieferen Neuronen mit den großen, inhomogen strukturierten rezeptiven Feldern zusammengeschaltet sein. In diesem Zusammenhang sei besonders auf die Verschaltungsmöglichkeiten durch die von Viktorow (1968) beschriebenen Zelltypen hingewiesen. Humphrey (1968) konnte bei der Ratte bei den tiefen Neuronen mit großen Feldern ($30\text{--}90^\circ$ Durchmesser) die kleinen Felder ($2\text{--}15^\circ$) der oberen Neurone des Colliculus superior als Untereinheiten wiederfinden.

Die von Sprague et al. (1968) beschriebenen rezeptiven Felder mit instabiler temporaler Feldgrenze fand ich nicht bei meinen Versuchen. Feldgrenzenschwankungen waren meist mit Vigilanzschwankungen des Tieres verbunden. Die Feldgrenzen nach Weckreizen waren dann konstant. In Sterling und Wickelgren's Arbeit werden keine Felddurchmesser, sondern die Flächen der rezeptiven Felder angegeben. Bei ihrem Mittelwert von 24° wäre ein mittlerer Durchmesser von etwa 5° anzunehmen. Sterling und Wickelgren berücksichtigten nur Neurone, deren Felder nahe dem vertikalen Meridian liegen und sie leiteten nur aus dem s. g. s. und s. o. ab. Ihre Versuchstiere waren leicht mit Nembutal anaesthetisiert, was nach ihren Angaben die Erregbarkeit nicht beeinflusste. Es ist schon auf den Einfluß der Aufmerksamkeit auf die Reizeffektivität hingewiesen worden. Da Reize aus der Feldperipherie immer schwächer beantwortet werden, verkleinern sich die Felder bei Vigilanzminderung des Versuchstieres. Wir konnten dies durch Injektion kleinster Dosen des Schlafmittels Nembutal zeigen. Eine Vergrößerung der rezeptiven Felder schwer erregbarer Neurone war hingegen durch Injektion des Weckamins d-Amphetamin (Straschill und Hoffmann, 1969 b) zu erzeugen. McIlwain und Buser (1968) fanden kleine rezeptive Felder auf einen 20° Bereich um den horizontalen Meridian beschränkt, größere über das gesamte contralaterale Gesichtsfeld verteilt. Sehr große Felder waren oft vom vertikalen oder horizontalen Meridian begrenzt. Meine Befunde stimmen damit überein, zeigen jedoch anhand einer größeren Population einen kontinuierlichen Zusammenhang von Feldgröße und Lage im Gesichtsfeld. Über die retinotopische Projektion ist damit auch die Abhängigkeit der Feldgröße vom Ableitort gegeben. Über die Reaktionsweise und Feldstruktur der Colliculusneurone bei der Katze (McIlwain und Buser, 1968; Sprague et al., 1968) und bei der Ratte und den

Primaten (Humphrey, 1968) machen andere Autoren keine von meinen Befunden abweichende Angaben. Die Autoren fanden ebenso keine konzentrischen und antagonistischen Feldorganisationen und beschrieben nur uniform on-, off-, on-off- und gemischt aktivierte Antworten auf stationäre intermittierende Punktlichtreize im rezeptiven Feld. Michael (1967) fand allerdings im Tectum des mexikanischen Ziesels Neurone, für die die Orientierung eines balkenförmigen Reizes kritisch war und die ein aktivierendes Zentrum mit antagonistischen Flanken im rezeptiven Feld haben.

Aus der Feldstruktur nicht erklärbar ist das Hauptmerkmal tectaler Neurone der Katze: Die Richtungsspezifität. Eine Verschaltungsmöglichkeit richtungsunspezifischer Neurone zu richtungsspezifischen gibt das Modell der unilateralen Hemmung von Barlow und Levick (1965). Bei verschiedenen Arten (Goldfisch: Cronly-Dillon, 1964; Frosch: Lettvin et al., 1960; Taube: Maturana und Frenk, 1963; Kaninchen: Barlow und Hill, 1963; mexikanisches Ziesel: Michael, 1967) ist die Richtungsspezifität schon in der retinotectalen Afferenz enthalten. Bei der Katze sind richtungsspezifische Neurone in der Retina äußerst selten, so daß Richtungsspezifität das Ergebnis intratectaler oder corticotectaler Verarbeitungsnetze sein könnte. Letztere Möglichkeit nehmen Wickelgren und Sterling (1969) an, die Fehlen von Richtungsspezifität bei tectalen Neuronen nach Cortexabtragung gefunden haben. Keine Richtungsspezifität fand sich im Tectum der Ratte (Siminoff et al., 1966, Humphrey, 1968) und des Affen (Humphrey, 1968). Sieht man bei den diesbezüglich genauer untersuchten Arten Kaninchen (Schäfer, 1966) und Katze (Straschill und Hoffmann, 1969) die ein Neuron optimal aktivierende Bewegungsrichtung im Zusammenhang mit der Lage des rezeptiven Feldes, so werden vorzugsweise zentripetale Bewegungen — von der Peripherie zur Gesichtsfeldmitte — beim Kaninchen und zentrifugale — von der Gesichtsfeldmitte zur Peripherie — bei der Katze signalisiert. Eine Verteilung unterscheidbarer Reaktionstypen auf Neurone verschieden tiefer Schichten im Tectum sind beim Frosch (Lettvin et al., 1960), beim Kaninchen (Schäfer, 1966; Horn und Hill, 1966) und bei der Ratte (Humphrey, 1968) eingehend beschrieben und stimmen mit der von Straschill und mir (1969) gemachten Zuordnung im Colliculus der Katze überein.

Tectale Neurone erhalten ihre visuelle Afferenz über Fasern retinaler Ganglienzellen und corticaler Neurone der tieferen Schichten des visuellen Cortex (aus Area 17, 18, 19). Retinale Ganglienzellen haben kleine rezeptive Felder. Die Feldzentren ($0,3\text{--}4^\circ$ Durchmesser) sind konzentrisch von einer antagonistisch auf sie wirkenden Peripherie umgeben. Tectale Neurone haben etwa zehnmal größere rezeptive Felder mit weitgehend uniformen Feldstrukturen.

Neurone des visuellen Cortex sind überwiegend bewegungs- und richtungsspezifisch. On- und off-Zonen können in rezeptiven Feldern der Area 17 achsensymmetrisch angeordnet sein (Hubel und Wiesel, 1962; Creutzfeldt und Ito, 1968). Hierauf beruht die bevorzugte Beantwortung einer bestimmten Orientierung balkenförmiger Reize.

Für Neurone der Area 18 und 19 mit hyperkomplexen Feldern, mit Bevorzugung eines Reizes, der parallel zur Feldachse orientiert ist, und mit besonders guter Reaktion auf bewegte Reize, bekommt die geometrische Form der Reize immer mehr Bedeutung (Hubel und Wiesel, 1965): Bei einer Kontrastecke bestimmen ihr Winkel, ihre Orientierung und Position im Feld die Reaktion: mehrere Ecken können effektiver sein. Balken erregen stärker, wenn sie sich senkrecht zur Bewegungsrichtung ausdehnen. Gegenüber all diesen Reizparametern sind die Reaktionen der tectalen Neurone der Katze weitgehend invariant. Ihre Fähigkeit zur Analyse von Form und Raumlage, wie sie corticale Einheiten besitzen, scheint gering, da die diesen Funktionen zuzuordnenden Feldstrukturen fehlen. Deshalb ist eine mustererkennende Funktion tectaler Neurone unwahrscheinlich.

Neurone in den tieferen Colliculuschichten reagieren bei Reizwiederholung zunehmend geringer. Diese Habituationsphänomene konnten durch Injektion von d-Amphetamin aufgehoben werden. (Straschill und Hoffmann, 1969 b). Hubel und Wiesel (1965) beschreiben Habituation auch für Neurone des visuellen Cortex. Bei Neuronen innerhalb einer Säule senkrecht zur Cortexoberfläche sind in der Area 17, 18 und 19 die Hauptachsen der rezeptiven Felder gleichgerichtet und liegen am gleichen Gesichtsfeldort (Hubel und Wiesel, 1965). In einer Säule senkrecht zur Colliculusoberfläche werden die rezeptiven Felder von oben nach unten größer, überlappen sich aber völlig. Die Vorzugsrichtung wird von den Neuronen einer Säule meistens konstant gehalten. Die Richtungsspezifität nimmt aber mit der Ableittiefe zu, d. h. innerhalb einer Säule wird die visuelle Information eines bestimmten Gesichtsfeldausschnittes durch eine von oben nach unten aufeinanderfolgende Neuronenkette weiter verarbeitet und dadurch das Signal immer spezifischer. Eine richtungsunspezifische Reizantwort kann über eine relativ richtungsspezifische — d. h. eine Richtung aktiviert relativ stärker — zu einer absolut richtungsspezifischen verarbeitet werden. Das Neuron wird jetzt nur bei Bewegung des Reizes in einer bestimmten Richtung erregt, und seine Efferenz könnte an den entsprechenden Augenmuskel verschaltet sein, der das Auge in der Reizbewegungsrichtung nachfolgen ließe.

II. Praetectum

Zu den schon für die Colliculusneurone diskutierten Reaktionen kommt im Praetectum die selektive Beantwortung von Bewegungen

senkrecht zur Cornea (S-Neurone). Eine Richtungsspezifität von Neuronen für Bewegungen vom Tier weg oder auf das Tier zu, ist noch nicht beschrieben worden. Diese Richtungsspezifität in der Sagittalebene kann aus der Kombination von Paaren von Neuronen mit überlappenden großen rezeptiven Feldern und entgegengesetzten Richtungsspezifitäten in der Frontalebene entstanden sein.

Einen Zusammenhang zwischen Kontraktion oder Dilatation der Pupillen und Neuronen des NOT mit tonischer Antwort auf Belichtung oder Verdunklung des rezeptiven Feldes beschreiben Cavaggioni u. Mitarb. (1968). Übereinstimmend mit meinen Befunden fanden sie phasisch on-off aktivierte Neurone hauptsächlich im NOT. Läsionen in diesem Gebiet erzeugten erweiterte Pupillen. Bei Belichtung des rezeptiven Feldes wird ein Typ der Neurone tonisch aktiviert und die Pupille beginnt sich zusammenzuziehen, bei Verdunklung feuert ein anderer Neuronentyp solange, bis die Pupille wieder auf Dunkelheit dilatiert ist.

Eine ähnliche Organisation der retinalen Afferenz für Colliculus und Praetectum sowie die Projektion des Colliculus ins Praetectum mögen die vielen Übereinstimmungen der Reaktionen in diesen beiden Strukturen erklären: Säulenförmige Anordnung von Neuronen mit konzentrischen rezeptiven Feldern; retinotopische Organisation dieser Säulen gibt es im Colliculus ebenso wie im NOT und in der Area praetectalis. Gemeinsam sind Richtungsspezifität und Charakteristika der rezeptiven Felder. Auffällig ist, daß der retinotopisch ins Praetectum abgebildete Gesichtsfeldanteil ein um die Area centralis achsensymmetrischer Ausschnitt ist (Abb. 11).

Dies erscheint sinnvoll, da für den „visuellen Greifreflex“ (Hess, 1946) — das Hinschauen auf einen sich irgendwo im Gesichtsfeld bewegenden Reiz — die Gesamtgesichtsfeldrepräsentation im Colliculus superior notwendig ist, während für das zwischen Augen und Kopf koordinierte Folgen eines Reizes oder für die Konvergenzeinstellung der Augen der zentrale Gesichtsfeldanteil verantwortlich ist.

Eine umfassende Untersuchung praetectaler Neurone gibt es noch bei der Ratte (Siminoff, Schwassmann und Kruger, 1967). Auf intermittierende Punktlichtreize fanden sie dorsal im Praetectum Neurone mit phasischer on-off-Antwort und ventral Neurone mit tonischer on- oder off-Antwort. Die rezeptiven Felder dieser beiden Neuronentypen waren retinotopisch wie bei der Katze in den entsprechenden Kernen spiegelbildlich zum Projektionsschema des Colliculus repräsentiert und lagen hauptsächlich im contralateralen Gesichtsfeld. Im rostralen Praetectum wird das temporale und im caudalen das nasale Gesichtsfeld abgebildet. Das dorsale Gesichtsfeld wird dorsal — bei der Katze medial —, das ventrale ventral — bei der Katze lateral — ins Praetectum projiziert. Die phasisch reagierenden Neurone im Rattenpraetectum bevorzugten bewegte Reize; einige sind richtungsspezifisch. Die Ratte besitzt nach den

bisherigen Arbeiten (Siminoff et al., 1966; u. Humphrey, 1968) im Colliculus keine richtungsspezifischen Neurone. Siminoff weist auch für die Ratte darauf hin, daß es sehr schwierig ist, den Colliculus und die praetectalen Kerne anatomisch sauber zu trennen und es sehr leicht möglich ist, praetectale Neurone noch als colliculäre zu interpretieren. Ewert (1968) hat bei Kröten Thalamus-Praetectum-Läsionen gesetzt und konnte dadurch den Beutefang enthemmen. Visuelles Fluchtverhalten fiel aus und es trat keine Reizgewöhnung mehr auf. Durch sehr kleine Läsionen konnte er selektiv für getrennte Bezirke des Gesichtsfeldes diese Ausfälle erzeugen. Bestimmte Thalamus-Praetectum-Strukturen repräsentieren also topographisch umschriebene Teile des Gesichtsfeldes. Bei der Katze kann auf eine enge Beziehung des Kerns der hinteren Commissur zu den koordinierten Bewegungen von Augen und Kopf geschlossen werden; denn die efferenten Fasern aus diesem Kern ziehen direkt oder nach einer Umschaltung im kontralateralen Nucleus interstitialis Cajal ins mediale longitudinale Bündel (Bucher und Bürgi, 1952). S-Neurone, die selektiv auf Bewegungen auf das Tier zu oder vom Tier weg reagieren, könnten eine funktionelle Bedeutung bei der Auslösung visuomotorisch gesteuerter Verhaltensweisen im Zusammenhang mit Flucht und Angriff haben. Ebenso kann die Afferenz dieser Neurone auf Konvergenzbewegungen der Augen oder Accomodation einen Einfluß haben.

E. Schlußfolgerungen

Meine Ergebnisse haben gezeigt, daß bei der Katze wie bei allen übrigen untersuchten Vertebraten das Gesichtsfeld in gesetzmäßiger Weise auf die Schichten des Tectum abgebildet wird. Das Abbildungsschema ist gegenüber niederen Vertebraten nur dahingehend modifiziert, daß es — entsprechend den Erfordernissen des Frontal Auges — nicht mehr das gesamte monoculare Gesichtsfeld, sondern vorwiegend eine binoculare Gesichtsfeldhälfte enthält. Wie bei den übrigen Vertebraten ist die Struktur der rezeptiven Felder, trotz der hohen Spezifität von optimalen Reizparametern zu neuronalen Reaktionsweisen auffällig einförmig, wenn man nur mit stationären Reizen testet.

Die für die Tectum- und Praetectumneurone spezifischen Reaktionsweisen besitzen innerhalb der Vertebratenreihe ähnliche Hauptmerkmale: Bewegungsspezifität, Richtungsspezifität, Habituation, weitgehende Invarianz gegenüber Größe und Raumorientierung des Reizes und der Hintergrundbeleuchtung. Daraus kann geschlossen werden, daß während der phylogenetischen Entwicklung sich die funktionellen Eigenschaften des Tectum opticum trotz einiger Artunterschiede wenig verändert haben, obwohl es als Integrationszentrum rein visueller Information an funktioneller Bedeutung nach der Entwicklung des retinocorticalen Systems verloren hat.

Literatur

- Apter, J. T.: Projection of the retina on superior colliculus in cats. *J. Neurophysiol.* **8**, 123—134 (1945).
- Ariëns Kappers, C. U., Huber, G. C., Crosby, E. C.: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man, vol. II, p. 868. New York: Hafner Publishing Company 1960.
- Barlow, H. B., Hill, R. M.: Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the rabbit retina. *Science* **139**, 412—414 (1963).
- Levick, W. R.: The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *J. Physiol. (Lond.)*, **178**, 477—504 (1965).
- Barris, R. W., Ingram, W. R., Ranson, S. W.: Optic connections of the diencephalon and midbrain of the cat. *J. comp. Neurol.* **62**, 117—155 (1935).
- Bishop, P. O., Kozak, W., Levick, W. R., Vakkur, G. J.: The determination of the projection of the visual field onto the lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **163**, 503—539 (1962).
- Bucher, V. M., Bürgi, S. M.: Some observations on the fiber connections of the di- and mesencephalon in the cat. II. Fiber connections of the pretectal region and the posterior commissure. *J. comp. Neurol.* **96**, 139—178 (1952).
- Bürgi, S.: Das Tectum opticum. Seine Verbindungen bei der Katze und seine Bedeutung beim Menschen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **176**, 1—16 (1957).
- Cavaggioni, A., Madarász, I., Zampollo, A.: Photic reflexes and Pretectal region. *Arch. ital. Biol.* **106**, 227—242 (1968).
- Creutzfeldt, O., Ito, M.: Functional synaptic organization of primary visual cortex neurones in the cat. *Exp. Brain Res.* **6**, 324—352 (1968).
- Cronly-Dillon, J. R.: Units sensitive to direction of movement in goldfish. *Nature (Lond.)* **203**, 214—215 (1964).
- Dixon, W. J., Massey, F. J., Jr.: Introduction to statistical analysis. New York-Toronto-London: McGraw-Hill Book Co. 1957.
- Ewert, J.-P.: Der Einfluß von Zwischenhirndefekten auf die Visomotorik im Beute- und Fluchtverhalten der Erdkröte. *Z. vergl. Physiol.* **61**, 41—70 (1968).
- Garey, L. J., Powell, T. P. S.: The projection of the retina in the cat. *J. Anat. (Lond.)* **102**, 189—222 (1968).
- Hamdi, F. A., Whitteridge, D.: The representation of the retina on the optic tectum of the pigeon. *Quart. J. exp. Physiol.* **39**, 111 (1954).
- Heric, T. H., Kruger, L.: Organisation of the visual projection upon the optic tectum of a reptile (*Aligator mississippi*). *J. comp. Neurol.* **124**, 101—112 (1965).
- Hess, W. R., Bürgi, S., Bucher, V.: Motorische Funktionen des Zektal- und Tegmentalgebietes. *Msch. Psychiat. Neurol.* **112**, 1—52 (1946).
- Horn, G., Hill, R. M.: Responsiveness to sensory stimulation of units in the superior colliculus of the rabbit. *Exp. Neurol.* **14**, 199—223 (1966).
- Hubel, D. H., Wiesel, T. N.: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **160**, 103—154 (1962).
- — Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.* **28**, 229—289 (1965).
- Humphrey, N. K.: Responses to visual stimuli of units in the superior colliculus of rats and monkeys. *Exp. Neurol.* **20**, 312—340 (1968).
- Jacobson, M.: The representation of the retina on the optic tectum of the frog. Correlation between retinotectal magnification factor and retinal ganglion cell count. *Quart. J. exp. Physiol.* **49**, 170—178 (1962).
- Laties, A. M., Sprague, J. M.: The projection of optic fibers to the visual centers in the cat. *J. comp. Neurol.* **127**, 35—70 (1966).

- Lettvin, J. Y., Maturana, H. R., Pitts, W. H., McCulloch, W. S.: Two remarks on the visual system of the frog. In: *Sensory communication*, ed. W. A. Rosenblith, p. 757—776. M. I. T.-Press, Mass. 1961.
- Maturana, H. R., Frenk, S.: Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon. *Science* **142**, 977—979 (1963).
- McIlwain, J. T., Buser, P.: Receptive fields of single cells in the cat's superior colliculus. *Exp. Brain Res.* **5**, 314—325 (1968).
- Michael, C. R.: Integration of visual information in the superior colliculus. *J. gen. Physiol.* **50**, 2485—2486 (1967).
- Schaefer, K. P.: Mikroableitungen im Tectum opticum des frei beweglichen Kaninchens. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **208**, 120—146 (1966).
- Schwassmann, H. O.: Visual projection upon the optic tectum in a foveate marine teleost. *Vision Res.* **8**, 1337 (1968).
- Kruger, L.: Organisation of the visual projection upon the optic tectum of fish. *J. comp. Neurol.* **124**, 113—126 (1965).
- Siminoff, R., Schwassmann, H. O., Kruger, L.: An electrophysiological study of the visual projection to the superior colliculus of rat. *J. comp. Neurol.* **127**, 435—444 (1966).
- — — Unit analysis of the pretectal nuclear group in the rat. *J. comp. Neurol.* **130**, 329—342 (1967).
- Snider, R. S., Niener, W. T.: *A stereotaxic atlas of the cat brain*, Chicago: Chicago of University Press 1961.
- Sprague, J. M., Meikle, T. H.: The role of the superior colliculus in visually guided behavior. *Exp. Neurol.* **11**, 115—146 (1965).
- Marchiafava, P. L., Rizzolatti, G.: Unit responses to visual stimuli in the superior colliculus of the unanesthetized, mid-pontine cat. *Arch. ital. Biol.* **106**, 169 (1968).
- Sterling, P., Wickelgren, B. G.: Visual receptive fields in the superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol.* **32**, 1—16 (1969).
- Stone, J.: The naso-temporal division in the cat's retina. *J. comp. Neurol.* **126**, 585—599 (1966).
- Straschill, M., Hoffmann, K. P.: Functional aspects of localisation in the cat's tectum opticum. *Brain Res.* **13**, 274—283 (1969).
- Effect of D-Amphetamine on the activity of single neurones of the cat's tectum opticum. *Experientia (Basel)* **25**, 373 (1969).
- Taghavy, A.: Neuronale Reaktionen im Tectum opticum der Katze auf bewegte und stationäre Lichtreize. *Exp. Brain Res.* **3**, 353—367 (1967).
- Vakkur, G. J., Bishop, P. O., Kozak, W.: Visual optics in the cat, including posterior nodal distance and retinal landmarks. *Vision Res.* **3**, 289—314 (1963).
- Viktorow, I. V.: Neuronal structures of the superior colliculus in the cat. [In Russisch, engl. Zus. fass.] *Arch. anat. histol. Embryol.* **2**, 45—55 (1968).
- Wickelgren, B. G., Sterling, P.: Influence of visual cortex on receptive fields in the superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol.* **32**, 16—24 (1969).

Klaus-Peter Hoffmann
Max-Planck-Institut für Psychiatrie
Abteilung Neurophysiologie
8 München 23, Kraepelinstr. 2

Lebenslauf

Am 3. 7. 1943 wurde ich, KLAUS-PETER HOFFMANN, als Sohn des Kaufmanns KARL HOFFMANN, gestorben am 1. 7. 1945 und seiner Ehefrau GERDA, geborene VOGES, in Böbbber, Regierungsbezirk Hannover, geboren. Ich besuchte die Volksschule in Bakede, die Mittelschule in Bad Münster und seit Ostern 1956 das neusprachlich mathematisch-naturwissenschaftliche Gymnasium in Celle, an dem ich Ostern 1963 meine Reifeprüfung ablegte.

Mein Studium begann ich mit einem einjährigen „studium generale“ im Leibniz-Kolleg der Universität Tübingen. Ich studierte 3 Semester Biologie und Physik an der Universität Tübingen und setzte mein Studium nach einem Aufenthalt im Department of Botany der Hebrew University in Jerusalem im Wintersemester 1965/66 an der Universität München mit den Fächern Zoologie, anorganische — und physikalische Chemie fort.

Anfang des Jahres 1967 begann ich mit den Experimenten zu meiner Doktorarbeit im Max-Planck-Institut für Psychiatrie in München in der Abteilung für Neurophysiologie, Leiter Priv.-Doz. Dr. O. CREUTZFELDT. Seit dem 12. 3. 1969 bin ich verheiratet.

